

THÈSES

PRÉSENTÉES

A LA FACULTE DES SCIENCES
DE L'UNIVERSITÉ DE MONTPELLIER

POUR OBTENIR

LE GRADE DE DOCTEUR ÈS SCIENCES NATURELLES

PAR

Gérard GAZET DU CHATELIER

1^{re} THÈSE. — Recherches sur les Sterculiacées.

2^e THÈSE. — Des particularités cytologiques des Sterculiacées.

Soutenues le 1940, devant la Commission d'examen

MM. MATHIAS..... *Président.*

EMBERGER.....	} <i>Assesseurs.</i>
JUILLET, professeur à la Faculté de Pharmacie.	
GUILLIERMOND, Mem- bre de l'Institut, Pro- fesseur à la Sorbonne.	

PARIS

LIBRAIRIE GÉNÉRALE DE L'ENSEIGNEMENT

4, RUE DANTE, 4

1940

RECHERCHES
SUR
LES STERCULIACÉES



Digitized by the Internet Archive
in 2026

https://archive.org/details/IA41552813_0044

THÈSES

PRÉSENTÉES

A LA FACULTE DES SCIENCES
DE L'UNIVERSITÉ DE MONTPELLIER

POUR OBTENIR

LE GRADE DE DOCTEUR ÈS SCIENCES NATURELLES

PAR

Gérard GAZET DU CHATELIER

1^{re} THÈSE. — Recherches sur les Sterculiacées.

2^e THÈSE. — Des particularités cytologiques des Sterculiacées.

Soutenues le 1940, devant la Commission d'examen

MM. MATHIAS.....	<i>Président,</i>
EMBERGER.....	} <i>Accesseurs,</i>
JUILLET, professeur à la Faculté de Pharmacie.	
GUILLERMOND, Membre de l'Institut, Profes- seur à la Sorbonne...	

PARIS

LIBRAIRIE GÉNÉRALE DE L'ENSEIGNEMENT

4, RUE DANTE, 4

1940

FACULTÉ DES SCIENCES DE L'UNIVERSITÉ DE MONTPELLIER

MM.

<i>Doyen</i>	P. MATHIAS, Professeur de Zoologie et Biologie générale.
<i>Doyen honoraire</i>	S. DAUTHEVILLE.
<i>Professeurs honoraires</i>	E. FABRY, O. DUBOSQ, J. CURIE, F. BEAULARD, DE LENAIZAN, E. BATAILLON, R. JACQUES, J. PAVILLARD, J. CABANNES et E. CHATTON.
<i>Maîtres de Conférences honoraires</i> ..	F. MOURGUES et L. MAURY.
<i>Professeurs</i>	G. REBOUL..... Physique.
	E. TURRIÈRE..... Mécanique rationnelle.
	P. HUMBERT..... Mathématiques pures.
	L. GAY..... Chimie.
	J. SOULA..... Mathématiques.
	J. DURAND..... Chimie.
	E. CARRIÈRE..... Chimie.
	L. EMBERGER..... Botanique.
	Ch. BOUHET..... Physique.
	N..... Géologie.
<i>Maîtres de Conférences</i>	F. VASILESCO..... Mathématiques.
	O. TUZET (Mlle)..... Zoologie.
	P. CHATELAIN..... Minéralogie.
<i>Secrétaire</i>	A. BABY.
<i>Secrétaire honoraire</i> :	L. DUBOIS.

Membres du Jury :

MM. MATHIAS.....	Président.
EMBERGER.....	Assesseurs.
JUILLET.....	
GUILLERMOND.....	



RECHERCHES SUR LES STERCULIACÉES

par M. Gérard GAZET du CHATELIER

I. — INTRODUCTION. MATÉRIEL D'ÉTUDES

L'intérêt systématique et l'importance numérique du grand ordre des Columnifères qui groupe les Malvacées, Tiliacées, Bombacées et Sterculiacées ont été remarqués depuis longtemps par les botanistes. Les trois premières familles ont fait l'objet de nombreuses recherches sur lesquelles on est rarement revenu, alors que les problèmes soulevés par les Sterculiacées ont été beaucoup plus controversés.

Des travaux très divers ont été consacrés à cette dernière famille, mais ils révèlent dans tous les domaines de nombreuses divergences de vue et même des contradictions. C'est ainsi, par exemple, que pour certains auteurs le cycle fertile des étamines est épipétale, alors que pour d'autres auteurs le même cycle est épispépale. De même, la position du gynécée est fort discutée. Dans le domaine histologique, on note dans beaucoup d'ouvrages une origine schizogène de la gomme des Sterculiacées, alors que d'autres travaux indiquent une origine lysigène, etc...

Une mise au point de nos connaissances, et des recherches nouvelles paraissaient indiquées. Nous n'avons cependant pas la prétention de présenter une monographie complète des Sterculiacées, sachant trop bien les nombreuses lacunes de nos recherches. Il est très difficile de se procurer en quantité suffisante du matériel frais ou convenablement fixé pour des études cytologiques. De plus,

nous sommes persuadé que nos connaissances sur les Sterculiacées gagneront encore en intérêt par la comparaison avec les autres Columnifères et particulièrement avec les Tiliacées dont les affinités avec la famille que nous étudions paraissent, de jour en jour, plus évidentes.

La logique nous eut imposé de commencer ce mémoire en caractérisant la famille des Sterculiacées. Mais cela était-il possible ? Les Sterculiacées ne constituent pas une famille naturelle, et nos connaissances actuelles ne pouvaient nous renseigner sur les affinités véritables des divers membres de la famille. Dans ces conditions il ne nous paraissait pas possible d'en définir le type théorique. Il fallait donc recourir à une autre méthode, celle de décrire minutieusement une espèce et de la comparer aux autres, afin d'en dégager, si possible, un lien général de parenté. Cette méthode n'est certainement pas la meilleure, car le choix d'une espèce-type est forcément arbitraire. Nous l'avons cependant adoptée en décrivant tout d'abord le *Sterculia platanifolia*. Les raisons de ce choix sont dans l'abondance du matériel frais dont nous pouvions disposer, dans les curieuses particularités florales et anatomiques de cette plante et, enfin, dans le fait qu'elle a été maintes fois citée et étudiée par nos prédécesseurs.

La morphologie et la structure florales comparées nous ont permis de répartir les Sterculiacées en deux groupes : d'une part les Eriolaenées, Hélicitérées, Dombéyées et Hermanniées ; d'autre part les Buettnériées, Sterculiées et Lasiopétalées. Il était intéressant de chercher à mettre en évidence des caractères anatomiques plus stables que ceux qui avaient déjà été signalés et susceptibles de vérifier la distinction précédente. Notre attention a été dirigée sur la structure anatomique du mériphyllé de la base du limbe qui présente une certaine fixité héréditaire.

Les résultats anatomiques ont montré, pour l'ensemble de la famille, une homogénéité très grande, où il est possible de mettre en évidence certains liens phylétiques pouvant être rapprochés de ceux que montrent les structures florales.

En rapport avec ces faits, nous avons envisagé la distribution géographique des Sterculiacées. Nous faisons ressortir les relations qui paraissent exister entre cette répartition géographique et les caractères de certaines tribus.

Les résultats ainsi obtenus constituant un tout homogène, nous exposerons nos autres observations — genèse de la gomme, particularités caryologiques — dans un second mémoire qui constitue notre deuxième thèse.

* * *

Ces recherches ont été presque toutes faites à Montpellier sous la bienveillante direction de M. le professeur EMBERGER.

Nous nous faisons un grand plaisir de saisir l'occasion qui nous est offerte d'exprimer à tous ceux qui ont secondé nos efforts notre plus profonde gratitude.

Monsieur le Professeur EMBERGER a bien voulu suivre et diriger nos recherches avec beaucoup de bienveillance. Nous sommes heureux de nous rappeler que ses conseils ont été du plus grand prix à un moment décisif de notre carrière ; sa sollicitude constante nous a placé dans les meilleures conditions matérielles pour mener à bien notre travail. Qu'il veuille bien trouver ici l'hommage de nos sentiments émus et reconnaissants.

Que Monsieur le Professeur LAVIALLE, de la Faculté de Pharmacie de Strasbourg, veuille bien agréer toute notre gratitude pour le grand honneur qu'il nous a fait en nous choisissant comme Assistant. Nous avons rencontré auprès de ce Maître bienveillant les conseils les plus précieux ; nous sommes particulièrement heureux de pouvoir lui renouveler l'expression de nos remerciements et de l'assurer de notre dévouement.

Nos remerciements respectueux vont encore à Monsieur le Professeur GALAVIELLE, Directeur du Jardin des Plantes de Montpellier qui nous a autorisé à prélever dans les collections du Jardin des Plantes de Montpellier tous les échantillons dont nous avions besoin.

M. le Professeur P. MATHIAS, Doyen de la Faculté des Sciences et M. le Professeur A. JUILLET, de la Faculté de Pharmacie de Montpellier, ont bien voulu accepter de faire partie du Jury de nos thèses. Nous leur exprimons notre profonde et respectueuse gratitude.

Que M. le Professeur GUILLIERMOND, membre de l'Institut, nous permette de lui dire combien nous sommes honoré de l'intérêt qu'il a bien voulu porter à notre mémoire en l'accueillant dans la

Revue générale de Botanique. Nous éprouvons ainsi, à la suite de tant d'autres, le dévouement de ce Maître à l'égard de tous les chercheurs. Nous lui exprimons tout spécialement, notre grande reconnaissance (1).

A. Relevé des Sterculiacées connues en 1888 et en 1935.

Sterculiées :	1888	1935
<i>Sterculia</i>	85	301
<i>Bernoullia</i>	1	2
<i>Tarrietia</i>	5	20
<i>Octolobus</i>	1	4
<i>Cola</i>	11	122
<i>Heritiera</i>	4	15
<i>Tetradia</i>	1	1
	108	465
Hélictérées :		
<i>Myrodia</i>	7	8
<i>Reevesia</i>	2	11
<i>Ungeria</i>	1	1
<i>Kleinhovia</i>	1	1
<i>Helicteres</i>	40	71
<i>Pterospermum</i>	16	50
	67	142
Dombeyées :		
<i>Ruizia</i>	3	5
<i>Astiria</i>	1	1
<i>Dombeya</i>	30	224
<i>Cheirolaena</i>	1	1
<i>Melhania</i>	20	56
<i>Trochetia</i>	6	8
<i>Pentapetes</i>	1	1
	62	296
Hermanniiées :		
<i>Hermannia</i>	90	266
<i>Mahernia</i>	33	68
<i>Physodium</i>	2	2
<i>Melochia</i>	56	106
<i>Dicarpidium</i>	1	1
<i>Waltheria</i>	30	74
	212	517
Buettneriiées :		
<i>Glossostemon</i>	1	1
<i>Abroma</i>	2	9

(1) Note ajoutée pendant l'impression : M. A. GUILLERMOND, qui séjourne en ce moment à Montpellier, a bien voulu accepter de se joindre au jury. Nous en sommes tout particulièrement honorés et heureux.

<i>Theobroma</i>	15	28
<i>Herrania</i>	3	5
<i>Guazuma</i>	4	11
<i>Scaphopetalum</i>	3	20
<i>Leplonichia</i>	3	30
<i>Agenia</i>	15	50
<i>Buettneria</i>	55	124
<i>Rulingia</i>	15	24
<i>Maxwellia</i>	1	1
<i>Commersonia</i>	10	13
	127	316
Lasiopétalées :		
<i>Seringia</i>	1	3
<i>Keraudrenia</i>	7	10
<i>Thomasia</i>	21	27
<i>Hannafordia</i>	3	4
<i>Guichenotia</i>	5	7
<i>Lasiopetalum</i>	28	34
<i>Pimia</i>	1	1
<i>Lysiosepatum</i>	2	5
	68	91
Eriolaenées :		
<i>Eriolaena</i>	6	14
Frémontiées (1) :		
<i>Cheirostemon</i>	1	1
<i>Fremontia</i>	1	2
	2	3

Il faut joindre à cette liste le genre *Mansonia* avec l'espèce *Mansonia altissima* Drumm. On connaît donc à l'heure actuelle 50 genres et 1.845 espèces de Sterculiacées.

B. Sterculiacées ayant servi à nos études florales.

Sterculiées :

- Sterculia cochinchinensis* Pierre.
- *colorata* Roxb.
- *platanifolia* L.
- Tarrietia argyrodendron* Benth.
- *cochinchinensis* Pierre.
- Cola acuminata* Schott.
- Heritiera littoralis* Dryand.
- *minor* Lam.

Eriolaenées :

- Eriolaena Hookeriana* Wright.
- *spectabilis* Planch.

(1) Faute de matériel convenablement conservé nous n'avons pu étudier de Frémontiées.

Dombéyées :

- Dombeya elegans* Cordem.
 — *ferruginea* Cav.
 — *Mastersii* Hook.
 — *orbicularis* Cordem.
 — *pilosa* Cordem.
 — *punctata* Cav.
 — *reclinata* Cordem.
 — *scabrida* —
 — *spectabilis* —
Ruizia lobata Cav.
Trochetia grandiflora Boj.
Melhania abyssinica A. Rich.

Hélicitérées :

- Helicteres saccarclha* Juss.
 — *lanata* Baru.
 — *hirsuta* Lcur.
Pterospermum acerifolium Benth.
 — *greniaefolium* Pierre.
Kleinhovia hospita L.

Hermanniiées :

- Hermannia althaeifolia* L.
 — *hyssopifolia* L.
 — *rotundifolia* Jacq.
Melochia corchorifolia L.
 — *odorata* Forst.
 — *arborea* Blanco.

Buettneriées :

- Buettneria crenulata* Wall.
 — *dasyphylla* Gay.
 — *sidoeifolia* St. Hil.
Theobroma Cacao L.
Herrania pulcherrima Goudot.
Rulingia grandiflora Endl.
 — *pannosa* R. Br.
Commersonia echinata Forst.
 — *platyphylla* Andr.

Lasiopétalées :

- Lasiopetalum Baueri* Steetz.
 — *Behrii* Muell.
Seringia platyphylla Gay.
Thomasia solanacea Gay.
 — *purpurea* Gay.
 — *petalocalyx* Muell.
Guichenotia ledifolia Gay.

C. Espèces étudiées pour la structure foliaire.

Sterculiées :

- Sterculia alata* Rox.
 — *arabica* Anders.
 — *angustifolia* Roxb. = *Balanghas* L.
 — *bicclor* Mast.

Sterculia bullata Panch. et Sebert.

- *Chicha* St. Hil.
- *guttata* Roxb.
- *hyposticta* Miq.
- *lanceolata* Cav.
- *longifolia* Vent.
- *monosperma* Vent. = *nobilis* Sm.
- *platanifolia* L.
- *quadrifida* R. Br.
- *striata* St. Hil. et Naud.
- *tomentosa* Guill. et Perr.
- *triphaca* R. Br.

Heritiera littoralis Dryand.

- *minor* Lam.
- *sp.*

Cola acuminata Schott. et Endl.

- *gigantea* Chev.
- *natalensis* Oliver.
- *sp.*

Tarrietia argyrodendron Benth.

- *cochinchinensis* Pierre.
- *trifoliolata* Benth.

Hélicitérées :

Helicteres angustifolia L.

- *brevispita* Juss.
- *carpinifolia* Presl.
- *corylifolia* Nees et Mart.
- *elongata* Wall.
- *hirsuta* Lour.
- *Isora* L.
- *orthotheca* Moon.
- *scabra* Royle.

Myrodia floribunda.

- *longifolia* Schwarz.
- *penduliflora* Juss.

Kleinhovia hospita L.*Pterospermum aceroides* Wall.

- *Blumeanum* Korth.
- *acerifolium* Benth. = *heterophyllum* Hance.
- *Jackianum* Wall.
- *lanceaefolium* Roxb.
- *semisagittatum* Burch.
- *suberifolium* Lam.

Dombéyées :

Dombeya alba Del.

- *acutangula* Cav. = *angulata* Cav.
- = *palmata* Cav.
- *ameliae* Guill.
- *bruceana* A. Rich. = *Brucei* Hochst.
- *cannabina* Hilsenb.
- *elegans* Cordem.
- *elliptica* Boj.
- *ferruginea* Cav.
- *hirsuta* Boj.
- *obovalis* Baill.

- Dombeya ovata* Cav.
 — *pilosa* Cordem.
 — *punctata* Cav.
 — *reclinata* Cordem.
 — *scabrida* Cordem.
 — *spectabilis* Boj.
 — *viburnoides* Cordem.
Astiria rosea Lindl.
Pentapetes corchorifolia Planch.
 — *phoenicea* L.
Trochetia grandiflora Boj.
 — *uniflora* D.C.
Melhania abyssinica A. Rich.
 — *ferruginea* A. Rich.
 — *Hamiltoniana* Wall.
 — *velutina* Forsk.
Ruizia lobata Cav.
 — *cordata* Cav.

Hermanniiées :

- Hermannia alnifolia* L.
 — *althaeifolia* L. = *Aurea* Jacq.
 — *betonicoefolia* Eckl.
 — *exstipulata* E. Mey.
 — *Gerardi* Harv.
 — *hyssopifolia* L.
 — *micans* Schrab. = *salvifolia* L.
 — *rotundifolia* Jacq. = *disticha* Schrad.
 — *viscosa* Salz.
Mahernia betonicaefolia Harv.
 — *chrysantha* Turcz.
 — *depressa* R. Br.
 — *pulchella* Cav.
Melochia betonicaefolia St. Hil.
 — *corchorifolia* L.
 — *graminifolia* St. Hil.
 — *hirsuta* Cav.
 — *inflata* Benth. = *lupulina* Sw.
 — *manducata* Wright.
 — *nodiflora* Sw.
 — *pyramidata* L.
 — *stricta* Schum.
Melochia tomentosa L.
 — *ulmaroides* St. Hil.
Waltheria americana L. = *indica* L. = *elliptica* Cav.
 — *bahamensis* Britton.
 — *communis* St. Hil.
 — *ferruginea* St. Hil.
 — *involucrata* Benth.
 — *parviflora* Salz.
Physodium corymbosum Presl.

Buettneriiées :

- Buettneria aspera* Colebr.
 — *carthagenensis* Jacq.
 — *catalpifolia* Wall. = *sidoefolia* St. Hil.
 — *celtoides* St. Hil.

Buettneria Charagnocarpa Moon.
— *cordifolia* Sagot.
— *divaricata* Benth.
— *echinata* Wall.
— *Gayana* St. Hil.
— *Hasleri* Schum.
— *longifolia* Turcz.
— *pilosa* Roxb.
Rulingia grandiflora Endl.
— *pannosa* F. Br. = *Buettneria dasyphylla* Gay.
— *procumbens* Maider. = *Commersonia Fraseri* Sieber.
Agnesia submontana Rose.
— *tomentosa* L.
Guazuma tomentosa H.B. = *ulmifolia* Wall.
— *ulmifolia* Lam.
Theobroma Cacao L.
— *bicolor* Humb.
Commersonia Platyphylla Andr.
— *echinata* Forst.
Scaphopetalum Thomsii Wild.
Maxwellia lepidota Baill.

Lasiopétalées :

Lasiopetalum Behri Muell.
— *Baueri* Steetz.
— *dasyphyllum* Sieber.
— *parviflorum* Rudge.
— *ferrugineum* Sm.
— *quercifolium* Andr.
Seringia platyphylla Gay.
Thomasia petalocalyx Muell.
— *purpurea* Gay.
— *solanacea* Gay.
Guichenotia ledifolia Gay.
Keraudrenia Hilli Muell.
Seringia grandiflora Muell.

Eriolaenées. :

Eriolaena Hookeriana Wright.
— *spectabilis* Planch.
— *Wallichi* D.C.

II. — PREMIÈRE PARTIE

A. Position systématique des Sterculiacées.

En 1789, A.L. de JUSSIEU rattache les Sterculiacées aux Malvacées. L'année suivante, VENTENAT les érige en famille autonome. Un peu plus tard, les Buettnériées qui étaient encore rattachées aux Malvacées en sont séparées par R. BROWN (1814).

Cependant, en 1824, DE CANDOLLE considère les Sterculiacées comme une simple tribu des « Byttnériacées » ; il n'y incorpore que les trois genres *Sterculia*, *Triphaca* et *Heritiera*. De même les « Byttnériées », Lasiopétalées, Hermanniiées, Dombéyées et Wallichiiées constituent pour lui autant de tribus des « Byttnériacées ». Dans ces tribus prennent place la plupart de nos Sterculiacées actuelles ; les Hélictérées et les *Cheirostemon* sont considérés par l'auteur comme devant faire partie des Bombacées.

Il faut arriver à ENDLICHER en 1836 pour avoir des Sterculiacées une classification se rapprochant davantage de celle qui est admise aujourd'hui. C'est ainsi que l'auteur divise la classe des Columnifères en quatre « ordres » :

Malvacées, Sterculiacées, Buettnériacées et Tiliacées (1).

Les Bombacées et les Hélictérées font partie de l'« ordre » des Sterculiacées, tandis que les Buettnériacées, comprennent les Lasiopétalées, les Dombéyées, les Hermanniiées, les Eriolaenées et les Philippodendrées.

En somme, il y a lieu de souligner, aussi bien chez DE CANDOLLE que chez ENDLICHER, l'extrême importance donnée aux Buettnériées considérées comme groupe systématique central.

LINDLEY, en 1847, admet encore à côté des Malvacées, l'autonomie des deux familles : Sterculiacées et Buettnériacées. Mais BAILLON (1876), un peu plus tard, trouve complètement insuffisants les caractères distinctifs de toutes ces familles et les range dans la grande famille des Malvacées qu'il divise alors en douze séries,

(1) Nous disons aujourd'hui Malvales, Tiliales etc.

parmi lesquelles on relève les Sterculiées, Hélictérées, Dombéyées, Chiranthodendrées, Hermanniiées, Buettnériées et Lasiopétalées faisant partie de la famille actuelle des Sterculiacées.

A peu près à la même époque, BENTHAM et HOOKER donnaient une autre classification des Sterculiacées. De nouveau ils les séparaient des Malvacées et y considéraient sept subdivisions : Sterculiées, Hélictérées, Eriolaenées, Dombéyées, Hermanniiées, Buettnériées et Lasiopétalées.

DUMONT, en 1887, n'accepte pas davantage cet essai de classification. Il va même plus loin que ses prédécesseurs. D'une étude anatomique comparée des Malvacées, Tiliacées, Sterculiacées et Bombacées, il conclut que les caractères des membres de ces diverses familles sont trop rapprochés pour qu'on puisse les considérer comme des familles distinctes. Il laisse donc subsister la grande famille des Malvacées et propose de considérer les autres comme des tribus de celle-ci. De plus, il fait des Eriolaenées de BENTHAM et HOOKER un groupe indépendant de même rang systématique que les Sterculiées ; les Buettnériées sont distribuées en deux groupes : Théobromées et Eubuettnériées.

WARMING, en 1890, envisage de nouveau l'autonomie des Sterculiacées à côté des Malvacées. Mais l'année suivante VAN TIEGHEM revient à la façon de voir de DUMONT.

Il faut alors arriver à SCHUMANN en 1900 pour retrouver une séparation entre Malvacées et Sterculiacées. Il reconnaît à cette dernière famille non seulement les sept tribus de BENTHAM et HOOKER, mais lui en adjoint une huitième, celle des Frémontiiées, qu'il crée pour les seuls genres *Fremontia* et *Chirantodendron*.

En résumé, la famille actuelle des Sterculiacées a connu des fortunes inégales selon les tournures d'esprit des divers botanistes. Son histoire semble révéler que les données morphologiques, et plus particulièrement les caractères anatomiques sur lesquels se sont basés certains systématiciens, ont été mal connus ou dotés d'une importance qui ne leur convenait pas.

Nous verrons à la fin de ce mémoire, que les Sterculiacées conçues selon SCHUMANN et BENTHAM et HOOKER ne peuvent être considérées comme une famille naturelle, mais que néanmoins beaucoup de caractères concourent pour leur donner une certaine indépendance.

B. Historique de l'anatomie des Sterculiacées.

L'anatomie s'étant révélée susceptible de projeter beaucoup de lumière sur la systématique de certains groupes végétaux, de nombreux botanistes, vers la fin du siècle dernier, sous l'impulsion de VAN TIEGHEM, donnent une grande importance à ce moyen d'investigation.

C'est ainsi qu'en 1887, DUMONT entreprit l'étude anatomique comparée des Malvacées, Tiliacées, Bombacées et Sterculiacées.

§ 1. — *Particularités anatomiques des Sterculiacées.*

DUMONT étudie et classe un grand nombre de genres et d'espèces d'après le plus ou moins d'importance de certains caractères anatomiques. « La disposition des faisceaux libéro-ligneux dans le pétiole et dans la tige, dit-il, étant sous la dépendance de l'hérédité et ne variant pas avec l'adaptation, pourra servir à l'établissement des diagnoses ». Et un peu plus loin : « la famille ne peut être caractérisée anatomiquement ; mais le plus grand nombre de ses membres possèdent souvent une certaine quantité de caractères communs, le meilleur caractère de famille est tiré de la nature et de la distribution des organes sécréteurs ».

Donc d'après DUMONT, la nature et la disposition des « organes sécréteurs », de même que le nombre des faisceaux libéro-ligneux pétioles et tige constituent autant de facteurs constants. Il cite des chiffres : dans la partie basilaire du pétiole de *Sterculia platanifolia*, il trouve vingt-et-un faisceaux libéro-ligneux. Dans la tige l'auteur compte chez un individu de deux ans, deux cercles de canaux sécréteurs médullaires, comprenant respectivement quarante canaux dans le cercle extérieur et dix dans le cercle intérieur. De même dans l'écorce, il trouve 60-70 canaux. Dans le pétiole il note encore dans le parenchyme externe 40-50 canaux, dans les cercles externe et interne de la moelle 13 et 7.

L'auteur opère ainsi pour un grand nombre d'autres espèces de Sterculiacées, joignant encore à ces caractères qu'il juge fondamentaux, des détails secondaires intéressant les productions épidermiques, comme les poils, les glandes. Il convient de souligner, en passant, que pour des espèces assez éloignées, il note souvent les

mêmes poils alors que pour d'autres espèces assez rapprochées, les poils peuvent différer notablement.

Si les nombres donnés par l'auteur étaient précis, il n'y aurait rien à reprocher à sa classification. Mais nous avons vu plus haut que le nombre de canaux est très variable et oscille contre 60 et 70 dans la tige entre 40 et 50 dans le pétiole. Bien mieux, dans le *Sterculia mexicana*, DUMONT note 10-12 canaux dans l'écorce du pétiole ; dans le *Sterculia diversifolia* il en trouve 10-15 ; enfin, dans le *Sterculia Balanghas*, et toujours dans la même région, le nombre varie entre 12 et 15.

L'imprécision de tels caractères est évidente. Nous nous sommes attaché à étudier le parti que l'on pourrait tirer de l'anatomie en vue de la systématique des Sterculiacées et nous exposons page 86 nos résultats.

§ 2. — *Des canaux gommeux et des poches gommeuses des Sterculiacées.*

La première étude relative à la gomme des Sterculiacées remonte à TRÉCUL (1866-67). Ce botaniste a rencontré le mucilage dans certaines cellules parenchymateuses des Malvacées et des Sterculiacées. Ces cellules à mucilage seraient disposées d'après lui, en « séries isolées ou groupées ». Les canaux gommeux doivent leur formation à la liquéfaction de ces divers éléments. On aurait donc affaire à une formation lysigène des canaux et leur genèse serait identique chez les Malvacées et chez les Sterculiacées.

DE BARY, en 1877, signale à nouveau le mucilage des Sterculiacées, mais à aucun moment il n'émet une hypothèse au sujet de sa formation. Quant à MÖLLER (1852) qui étudie assez longuement les écorces de certaines Sterculiacées, il ne parle pas de la gomme qui, pourtant, y est très abondante.

Pour avoir une idée nette de la formation des canaux gommeux des Sterculiacées, il faut arriver à Van TIEGHEM en 1885. A l'encontre de TRÉCUL, l'auteur s'attache à démontrer que les canaux n'ont pas la même origine chez les Malvacées et chez les Sterculiacées. En effet, pour la première famille, il retrouve les mêmes phénomènes décrits par TRÉCUL, avec cependant quelques légères modifications : « la gomme, dit-il expressément, provient, chez les Malvacées, de la

gélification des couches internes de la membrane cellulaire ». Chez les Sterculiacées, l'auteur observe des formations nettement schizogènes de canaux gommeux. « Dans cette famille, dit-il, tout au moins dans celle des plantes qui composent les tribus des Sterculiées, Aëlictérées, Eriolaenées et Dombéyées la gomme se forme dans de larges canaux sécréteurs issus de dissociation ». Ce botaniste fait cependant des remarques fort intéressantes. Il observe, en effet, que certains canaux sont bordés par des cellules normales dont le contenu — amidon, oxalate de chaux — ne diffère en rien de celui des cellules avoisinantes. Chez d'autres, au contraire, ces cellules régulières n'existent pas, et le canal est entièrement entouré par un parenchyme plus ou moins écrasé.

Peu de temps après la publication des travaux de VAN TIEGHEM, GÉRARD (1887) reprend l'étude des canaux des Sterculiacées et confirme les résultats du précédent travail. Il insiste, une fois de plus, sur la formation schizogène des canaux des Sterculiacées et sur celle lysigène des Malvacées, Tiliacées et Bombacées.

De son côté et vers la même époque, DUMONT, dans ses études anatomiques comparées, pense devoir attribuer aux réservoirs gommeux des Sterculiacées des origines lysigènes et schizogènes.

Malgré cette abondance d'observations plus ou moins concordantes, WALLICZECK (1893), dans des études portant sur les organes végétatifs du *Theobroma Cacao*, admet que les réservoirs gommeux de cette espèce ont une origine lysigène. Il considère le mucilage comme provenant d'un « épaissement secondaire de la paroi primaire de la cellule » et par suite comme un mucilage dérivant de la membrane (Membranschleim).

Ces résultats contradictoires ont amené Doussor (1902) à reprendre la genèse des formations gommeuses des Sterculiacées. Il choisit comme objet d'étude le *Sterculia platanifolia*. Sa technique est classique : « les échantillons, dit-il, ont été fixés par macération de quelques jours dans l'alcool à 60°. Ce milieu offre l'avantage de bien coaguler la gomme sans cependant la rétracter. Les coupes aussitôt pratiquées sont reçues dans l'alcool à 60° et de là portées dans un bain formé par l'addition de quelques gouttes d'hématoxyline DELAFIELD à un mélange à parties égales d'alcool à 90°, d'eau et de glycérine neutre.

Après une immersion de trois à quatre minutes dans ce colo-

rant les coupes sont lavées dans le même mélange alcoolique glycéro-cériné, après quoi, elles sont montées soit en glycérine neutre, soit en glycérine gélatinée ».

Après examen de coupes longitudinales de très jeunes plantes, DOUSSOT, remarque dans le parenchyme cortical « des files interrompues, çà et là, de cellules différant peu comme dimensions et comme forme, des cellules voisines, et qui se colorent fortement en violet. Vues sur une coupe transversale, elles ne diffèrent pas sensiblement non plus des cellules voisines, si ce n'est par les propriétés de leur contenu ». Plus loin l'auteur ajoute que « dans les parties un peu âgées de la tige on pourra voir chacune de ces cellules s'agrandir tangentiellement et surtout longitudinalement. Leurs membranes ne tardent pas à se gonfler et les parois de contact se gélifient progressivement ».

Nous voilà donc ramenés en 1902, avec DOUSSOT, aux constatations de TRÉCUL et de WALLICZECK.

Cependant, à côté de ces « formations qui sont peu abondantes, continue l'auteur, on trouve dans le *Sterculia platanifolia* d'autres canaux nombreux, entourés de cellules de bordure également colorées par l'hématoxyline : ce sont les canaux types décrits par VAN TIEGHEM et DUMONT et provenant de formations schizogènes ». Les deux processus, peuvent d'après DOUSSOT, aboutir à la formation de canaux ou de grandes poches gommeuses.

En somme, en résumant les descriptions de DUMONT et de DOUSSOT, on arrive à la conclusion que dans le *Sterculia platanifolia*, les canaux ou poches gommeuses peuvent avoir des origines respectivement lysigènes ou schizogènes.

VAN TIEGHEM d'abord, DUMONT ensuite, ont cherché s'il y avait dans les Sterculiacées une disposition ou même une répartition constante des canaux ou poches gommeux dans les différents membres de la plante. Tous deux ont mentionné l'existence de canaux gommeux dans tous les organes du *Sterculia*, excepté dans la racine. Le premier de ces auteurs insiste même sur l'absence de toute gomme dans la racine des espèces du genre *Sterculia*. Or, DOUSSOT, en étudiant anatomiquement un *St. platanifolia* de 10 cm., a observé dans la racine principale des poches gommeuses.

« La racine, dit-il, contrairement à l'opinion de VAN TIEGHEM et DUMONT, contient des cellules gommifères isolées et des poches

lysigènes. Ces poches existent exclusivement dans les parties du pivot voisines du collet, lorsqu'on s'adresse à des germinations, on en trouve dans l'écorce les rayons médullaires et le parenchyme ligneux ; lorsque la plante vieillit, la production d'un périderme fait disparaître l'écorce et les poches qu'elle renferme, mais elle laisse persister les éléments gommeux du bois... Les racines latérales et le reste du pivot n'en possèdent pas ».

De telles contradictions justifiaient amplement une révision de l'étude de la gomme chez les Sterculiacées (voir page 35).

C. Historique de l'anatomie florale

L'étude anatomique de la fleur du *Sterculia platanifolia* a été entreprise par NYI en 1929. Cette espèce montre, comme nous le verrons plus loin, des boutons floraux toujours hermaphrodites. Plus tard, certains de ces boutons perdent leur ovaire et évoluent en fleurs mâles, tandis que les autres gardent intégralement, jusque dans la fleur épanouie, leur ovaire et leurs étamines.

NYI veut mettre ces phénomènes de sexualité sous la dépendance des caractères anatomiques de la fleur. Ayant remarqué que tous les boutons floraux sont d'abord hermaphrodites et, voulant interpréter leur évolution ultérieure, il fait intervenir un déséquilibre de nutrition.

Pour justifier cette hypothèse, il s'adresse aux branches vasculaires qui se rendent aux différents organes et s'attache à démontrer que dans le cas d'une fleur mâle, les carpelles avortent en raison de l'absence des deux faisceaux vasculaires marginaux caractéristiques d'un carpelle normal. Inversement, dans une fleur femelle, les étamines ne recevraient qu'un très petit nombre de vaisseaux.

Une autre communication de NYI (1932) est consacrée à l'étude du mode de déhiscence des carpelles. Les résultats très curieux, retrouvés également par nous, démontrent que les bords carpellaires jeunes sont libres. Mais un peu plus tard, les carpelles se soudent à la base, ainsi que dans leur partie apicale. La partie intermédiaire reste fissurée longitudinalement, sauf en une petite surface de la région moyenne où les placentas se soudent également.

L'auteur consacre un long développement à la démonstration d'une soudure effective qui ne peut en aucune façon être rapportée

à une simple juxtaposition de tissus. Dans tous les cas, lorsque survient la déhiscence du carpelle, les bords placentaires s'éloignent l'un de l'autre et les parties soudées se déchirent littéralement. L'auteur conclut que le mode de déhiscence des carpelles, permet de considérer le *Sterculia platanifolia* comme une espèce primitive : « Viewed phylogenetically it seems that *Firmiana simplex* (*St. platanifolia*) has progressed only half way from the ancestral condition of the open carpel. One may say that its attempt at cleistocarp is abortive. In this feature this species is decidedly primitive ».

D. Méthodes techniques

Les études anatomiques ont été réalisées sur du matériel classique (racine, tige, feuille, fleur), traité par les méthodes ordinaires de nettoyage (eau de Javel) et de coloration (carmin, vert d'iode, fuschine ammoniacale).

Cependant, pour l'étude de la course des faisceaux dans les organes floraux nous avons dû faire appel à une technique spéciale nous permettant de lire dans des coupes transversales ou longitudinales atteignant jusqu'à un millimètre d'épaisseur.

Voici la marche à suivre :

Les coupes sont décolorées par l'eau de Javel pendant un temps variable qui peut atteindre huit heures. Après complet blanchiment, elles sont abondamment lavées à l'eau du robinet acidifiée par l'acide acétique puis déshydratées en commençant par l'alcool à 30° pour finir par l'alcool absolu. Pour les objets fragiles (tissus floraux mous) les premiers bains doivent être suffisamment prolongés. Les coupes sont ensuite portées dans le toluène jusqu'à complète transparence. A ce moment on les plonge pendant une ou deux minutes dans le mélange suivant :

Alcool à 98° saturé de fuschine acide (environ 0,08 gr.)	100 cc.
Vert d'iode.....	0, 10 gr.
Toluène	10 cc.

Après ce bain, les coupes sont lavées rapidement à l'alcool absolu puis reprises par le toluène. Le temps d'éclaircissement est cette fois beaucoup plus court. Enfin le montage se fait au baume du Canada.

Outre l'avantage de pouvoir lire dans des coupes épaisses grâce

à leur transparence absolue, cette méthode présente la qualité non négligeable de colorer peu ou point les sclérenchymes. Tous les tissus cellulosiques sont colorés en rouge, le liège l'est en vert ; dans les vaisseaux ligneux, seuls les épaississements prennent le vert d'iode.

Grâce à ces particularités on peut suivre la moindre trachée dans tous ses détours.

Les recherches relatives à la mise en évidence des inclusions cytoplasmiques telles que grains d'amidon et gouttelettes d'huile, ont porté sur des coupes faites à travers les organes vivants (albumen, embryon, etc.) et colorées par les réactifs connus (eau iodée, soudan lactique, orcannette).

Pour l'étude du mode d'apparition de ces inclusions dans les cellules nous avons eu recours à la méthode suivante :

Fixation des pièces pendant deux jours par du formol neutre à 10% ; puis lavage à l'eau courante pendant trois ou quatre heures, enfin nouvelle fixation des pièces ainsi lavées, par l'acide osmique à 2% pendant trois ou quatre jours. Inclusion des pièces à la paraffine et montage des coupes sans aucune coloration.

Cette méthode a l'avantage de conserver intacte la morphologie du protoplasme. Elle colore malheureusement en noir à la fois le chondriome et les substances lipidiques.

III. — DEUXIÈME PARTIE

RECHERCHES PERSONNELLES

A. Description morphologique du *Sterculia platanifolia*.

1. LA PLANTE

Le *Sterculia platanifolia* est un bel arbre de 15 à 20 m. de haut, originaire de l'Asie Orientale et du Japon. Il semble avoir été introduit en Europe depuis de longues années. On peut le rencontrer en France dans de nombreux jardins botaniques. Le « Jardin des Plantes » de Montpellier en possède de beaux exemplaires, et ce sont eux qui nous ont fourni les matériaux qui sont à la base des études qui vont suivre.

Germination. — La graine, grossièrement sphérique, de sept à huit mm. de diamètre, présente assez nettement deux pôles opposés dont l'un tourné vers la partie interne du carpelle correspond au micropyle de l'ovule.

La surface brunâtre de cette graine présente un aspect craquelé dû à une contraction de la partie la plus externe de la primine lors de sa dessiccation. Le tégument externe a une épaisseur assez faible. La secondine, plus épaisse, est appliquée étroitement contre l'albumen qui occupe toute la cavité limitée par les téguments.

L'embryon, très petit, fusiforme, comprimé entre deux masses d'albumen, est surmonté de deux cotylédons droits et lisses, intimement appliqués par leur face externe contre cet albumen. Le plan des cotylédons fait un certain angle avec le plan de symétrie de la graine.

Nous avons obtenu les premières germinations avec des graines de quatre ans. Avec des graines d'un an l'échec fut total. Les graines normalement disséminées dans la nature ne germent qu'au bout de plusieurs années. Nous avons pu accélérer la germination en perçant les téguments jusqu'à l'albumen. Les graines récentes germent alors facilement jusqu'à 100 %. La piqure provoque sans doute une

hydratation rapide à laquelle les téguments s'opposent. Nous reviendrons plus loin sur ces faits.

Au moment où la jeune racine est sur le point de se montrer, l'albumen a absorbé beaucoup d'eau et fait éclater les téguments ; on l'aperçoit aux endroits non recouverts par l'enveloppe externe avec une belle couleur blanc nacré.

La racine a d'abord un diamètre relativement grand, mais bientôt sa partie apicale s'allonge et s'effile (fig. 1) ; seule la région basilaire garde les dimensions initiales.



Fig. 1. — Jeune plantule de *Sterculia plataniifolia*. c : coiffe — ra : radicules.
al : albumen.

La coiffe peu épaisse et assez courte, composée de trois ou quatre assises de cellules très grandes et très allongées a une teinte jaunâtre, ce qui permet de la distinguer assez nettement du reste de la racine qui demeure nacré.

Les poils apparaissent assez tardivement et restent courts. De plus, ils semblent se disposer de la base au sommet, suivant des plages très distinctes à l'œil nu, bien que les espaces intermédiaires vus à la loupe, laissent voir sur l'organe un duvet très fin et très fourni.

Au bout de quatre semaines, alors que la jeune racine a atteint déjà trois ou quatre centimètres, les radicules apparaissent. Elles sont toujours par verticilles de quatre. Cependant, le nombre des radicules des verticilles de plus en plus jeunes est parfois moins régulier avec deux ou trois radicules seulement.

Pendant que la racine s'allonge ainsi, les cotylédons qui sont

toujours à l'intérieur de l'albumen, verdissent. Lorsque les matières de réserve qui les entourent sont complètement digérées, ils s'écartent et s'étendent horizontalement à quelques centimètres au-dessus du sol, portés par une tige hypocotylée qui, elle aussi, ne tarde pas à verdier. On peut encore voir à ce moment à la face inférieure des cotylédons foliacés une mince pellicule transparente qui constitue les derniers restes de l'albumen, réduit à son assise la plus externe (1).

Les cotylédons longuement pétiolés persistent très longtemps. Cette persistance coïncide avec un développement très lent de la gemmule. Celle-ci n'émet une première feuille que quatre ou cinq semaines après. Les feuilles se succèdent ensuite en disposition spiralee, mais leur apparition est toujours très lente. Après tout un été, une de ces petites plantes qui avait germé en mai, n'avait pas plus de quatre ou cinq feuilles et dix à douze centimètres de hauteur. A partir du mois d'octobre la vie est suspendue, et les feuilles tombent pour ne laisser qu'un petit tronc de six millimètres de diamètre environ.

Nervation et forme des feuilles.

La première feuille est souvent palminerve et trilobée à lobes peu profondément découpés. Il peut arriver au contraire que cette feuille soit simple et de forme triangulaire; sa nervation est alors mi-palmée et mi-pennée. Les feuilles suivantes, par contre, sont toujours palminerves et trilobées (2). Enfin, ces feuilles peuvent atteindre de très grandes dimensions, plus de trente centimètres de diamètre, mais leur épaisseur demeure toujours très faible.

Les stipules, de couleur rougeâtre avec les poils qu'elles portent, sont toujours caduques. Peu visibles chez une plante très jeune, elles peuvent dépasser quatre centimètres sur les jeunes bourgeons d'une plante âgée. Elles sont insérées sur la tige un peu plus haut que le pétiole lui-même et laissent, après leur chute, deux cicatrices bien nettes.

(1) Il est intéressant de signaler le fait que souvent après section de la plantule au-dessous des pétioles cotylédonaire la faible portion de tige qui reste continue de s'accroître jusqu'à reproduire une tige hypocotylée à peu près normale. Celle-ci une fois reconstituée, autour de sa partie basilaire cicatrisée se forment un nombre variable de racines latérales.

(2) Certains individus âgés ont des feuilles uniformément pentalobées, et les lobes y sont très profondément découpés. Leur étude cytologique n'a pourtant révélé rien de particulier. Il ne s'agirait donc que d'une simple forme.

Distribution des rameaux

La tige toujours plus ou moins verte en raison de sa teneur en chlorophylle est complètement lisse, caractère que l'on rencontre même chez des individus âgés. Elle croît longtemps sans émettre de ramifications ; puis les rameaux apparaissent par verticilles. Ces derniers comprenant un nombre variable de membres, quatre généralement, sont plus ou moins espacés. Ils donnent ainsi à la plante, en hiver surtout, lorsque les feuilles ne cachent plus cette disposition, une allure assez particulière. Les rameaux secondaires et tertiaires marqués de fortes cicatrices pétiolaires, n'offrent plus de disposition verticillée bien apparente.

Etude de la fleur

Le réveil de la plante ne se manifeste qu'à la fin du mois d'avril ou au début du mois de mai. Mais tandis que la plupart des bourgeons sont très actifs, certains d'entre eux situés tout à fait à l'extrémité de rameaux particuliers demeurent en sommeil. Les écailles protectrices de ces derniers finissent même par tomber, et l'on constate un arrêt inattendu de la croissance de ces rameaux.

Alors que se produit cet arrêt du développement apical, on voit apparaître tout autour du sommet de ces mêmes rameaux, c'est-à-dire à la base du bourgeon en voie de disparition, d'autres petits rameaux — au nombre de cinq ou six — très différents des premiers. Ces petits rameaux sont très grêles et portent des stipules rougeâtres très développées. Les feuilles, par contre, sont très petites et disparaissent souvent avant les stipules. Ces rameaux vont émettre à l'aisselle des feuilles, des bourgeons de rameaux de troisième ordre qui ne porteront plus de feuilles mais qui produiront les fleurs, après s'être plus ou moins ramifiés. On aura ainsi, au début de juin, à l'extrémité de certaines branches, des rameaux de second ordre dont les ramifications portent des grappes de petits boutons floraux. Il n'y a aucune trace de bractée sur ces grappes ; elles sont disposées en spirale sur le rameau-support. Comme on le voit, il sera facile, après la chute des stipules du rameau de deuxième ordre, de confondre ce rameau avec ceux des ordres suivants et de voir dans l'ensemble une grappe composée ordinaire et non un axe,

particulier peut-être, mais classique dans ses traits généraux, qui a fourni latéralement des grappes florales.

Les petits boutons floraux augmentent rapidement de volume. Cette croissance se fait surtout en longueur. Mais alors que les boutons plus jeunes étaient fermes, on peut maintenant, en exerçant une faible pression, s'apercevoir que l'intérieur contient un espace vide. De même, la surface des jeunes boutons qui paraissait continue à l'œil nu montre nettement cinq lames intimement rapprochées par leurs bords.

A un stade plus avancé (fin juin), une légère pression sur le bouton floral peut faire éclater l'enveloppe externe en cinq valves. C'est alors qu'on peut se rendre compte du sexe de la fleur.

La fleur mâle

Lorsque la fleur est sur le point de s'épanouir, les cinq pièces, longues de 10 à 15 millimètres, qui constituent l'enveloppe externe, c'est-à-dire les cinq sépales, ne sont pas soudées mais simplement en contact étroit.



Fig. 2 à 4. — Fleurs mâle (M) et femelle (F) de *Sterculia plataniifolia*. — En 3, diagramme d'une fleur hermaphrodite. On remarque en face de chaque sépale un ensemble de trois étamines.

Comme d'autre part à ce stade la surface interne des sépales a une croissance légèrement plus accélérée que la surface externe, il s'en suit un décollement assez brusque aux points de contact, et douze heures plus tard, le calice, complètement recourbé vers le bas, présente une face interne blanche, quelquefois teintée de rose.

La même coloration semble exister chez le *Sterculia acuminata*

où HOECKEL et SCHLAGDENHAUFFEN (1883) ont pu dire que « le calice cupuliforme, mesurant un centimètre de diamètre est jaune verdâtre ou blanc, marqué de pourpre sur le limbe qui peut atteindre quatre centimètres d'un rayon à l'autre de ses dimensions ».

Cette teinte rose, se surajoutant à la teinte blanche chez certaines fleurs, n'est pas en rapport avec le sexe mâle.

A l'intérieur du calice il n'existe aucune trace de corolle. L'androcée (fig. 2) est formé par un axe cylindrique qui continue le pédoncule au-dessus du calice et se termine par une tête sphérique constituée par quinze anthères extrorsées. Ce nombre pourtant n'est pas constant ; il peut parfois se réduire à quatorze et même à treize. L'avortement de certaines anthères se comprend très aisément, si l'on considère qu'elles sont très serrées les unes contre les autres.

D'ailleurs dès qu'elles disposent d'une surface plus grande, et le fait se réalise dans la fleur hermaphrodite, le nombre de quinze devient constant.

Les étamines se dessèchent rapidement après l'émission du pollen ; puis toute la fleur se détache, et il ne reste plus rien sur les rameaux à la place des fleurs mâles, contrairement à ce qui se passe, comme on va le voir maintenant, chez les fleurs hermaphrodites.

La fleur hermaphrodite.

Elle est un peu plus compliquée que la fleur mâle, bien que son mode d'apparition et de développement soit identique. Ses dimensions sont à peu près les mêmes, et dans une même grappe on peut rencontrer les deux sortes de fleurs.

Un dimorphisme sexuel affecte cependant sinon les rameaux primaires (c'est parfois le cas) du moins les différentes grappes d'un même rameau secondaire.

Certaines inflorescences sont bien plus précoces que les autres et ne produisent, au début, que des fleurs mâles. Par la suite on peut y constater quelques fleurs hermaphrodites bien constituées. Les anthères sont riches en grains de pollen normalement conformés avec noyaux reproducteur et végétatif, susceptibles de germer *in vitro* ou sur les stigmates.

D'autres inflorescences à évolution bien plus tardive que les premières, ne produisent, par contre, que des fleurs apparemment, c'est-à-dire morphologiquement, hermaphrodites.

En réalité ces fleurs sont, physiologiquement, unisexuées, car les anthères ne renferment que du pollen stérile ne possédant plus à l'intérieur de la double enveloppe que des résidus protoplasmiques. Sur certains arbres, nous avons constaté que l'histolyse, beaucoup plus prononcée, frappait déjà les cellules-mères de pollen. Enfin, les anthères de telles fleurs sont indéhiscentes.

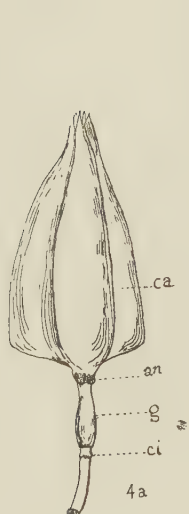


Fig. 4. a. — Les cinq carpelles (*ca*) sont déjà plus ou moins détachés les uns des autres. On remarque encore des restes d'étamines (*an*) au sommet du gynandrophore (*g*). — *ci* : cicatrices laissées par les sépales.

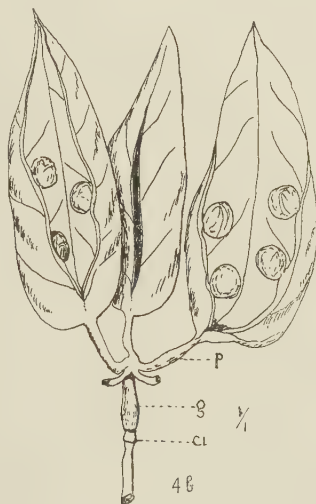


Fig. 4. b. — Les carpelles se sont séparés, tandis que leurs bases (*p*) se sont allongées et constituent de véritables pétioles à ces « feuilles » fertiles. Trois des cinq carpelles sont représentés dans la figure. L'un d'eux, celui du centre ne s'est pas encore ouvert. — *g* : gynandrophore ; *ci* : cicatrice du calice.

Comme dans les fleurs mâles, la corolle manque dans les fleurs hermaphrodites, et le pédoncule se prolonge par un axe cylindrique ; mais celui-ci est légèrement plus renflé à la base et porte un ovaire à cinq carpelles alternisépales, étroitement accolés les uns aux autres (fig. 4).

L'ovaire est surmonté d'un style très court terminé par un plateau stigmatique pentalobé.

La base de l'ovaire est entourée par deux cycles superposés d'étamines extorses et sessiles. Le cycle inférieur comprend dix

étamines groupées par paires, de part et d'autre de la partie basilaire de la nervure dorsale de chaque carpelle. Le cycle supérieur, placé immédiatement au-dessus du premier, comporte cinq étamines alternant avec les carpelles. Elles sont donc épisépales. En position épisépale se trouvent, par conséquent, cinq groupes de trois étamines, comptant chacun une étamine supérieure et deux étamines inférieures à droite et à gauche (fig. 3).

Après la fécondation, l'ovaire augmente rapidement de volume, tandis que les sépales se détachent et tombent (fig. 4a). Bientôt alors on assiste à une série de phénomènes propres à deux tribus seulement de Sterculiacées : les Sterculiées et les Hélictérées. Les carpelles se séparent jusque dans leur partie stylaire. Chacun d'eux s'isole et sa partie basilaire s'allonge (fig. 4b) jusqu'à ce qu'elle dépasse même la longueur du gynandrophore. La paroi du carpelle devient un peu avant ce dernier stade, très charnue et s'enrichit beaucoup en chlorophylle. On pourrait à beaucoup d'égards comparer alors l'organe à une jeune gousse de haricot. Sa longueur peut dépasser six à sept centimètres. A ce moment les ovules qui sont toujours enfermés à l'intérieur du carpelle, sont noyés dans un liquide noirâtre qui emplit presque toute la loge. Ce liquide est assez abondant, puisque 122 follicules de 50 mm. de longueur moyenne en ont fourni, le 8 août 1938, à Montpellier, 65 cc. Soit environ 0,5 cc. par follicule. De plus il a des propriétés singulières. Sa saveur est stiptique et légèrement astringente. Sa réaction est nettement alcaline ; le pH, déterminé par la méthode colorimétrique (gamme de CLARK et LUBS) est voisin de 9,6 (virage au bleu par le bleu. de thymol, 2^e virage).

La déviation polarimétrique est de $\alpha \frac{15^\circ}{D} = - 23^\circ 5$

Enfin, signalons que ce liquide disparaît des loges ovariennes bien avant l'ouverture des carpelles par exsudation à travers les parois carpellaires. Nous continuerons l'étude de ce liquide.

A maturité de la fleur hermaphrodite, on ne voit plus que cinq follicules étalés, faiblement colorés en blanc-verdâtre ou en rose pâle, recourbés en gouttière (fig. 4b) dans leur partie basilaire. Chaque bord placentaire porte un certain nombre de graines alignées longitudinalement et alternant d'un bord à l'autre. Le nombre de ces graines dépasse rarement deux ou trois de chaque côté.

Il peut arriver qu'aucun des ovules d'un ou de plusieurs carpelles ne soit fécondé. Malgré cela, le carpelle en entier, subit, au début, l'impulsion que la fécondation a produite chez les autres ; mais cette évolution ne dépasse guère trois semaines, après quoi l'organe se dessèche et disparaît.

La chute des carpelles se fait bien plus tard que celle des feuilles. On voit alors à la place des fleurs femelles et hermaphrodites, cinq petites écailles noirâtres placées au sommet du gynandrophore correspondant aux parties basilaires allongées des cinq carpelles. Ces restes peuvent persister deux ou trois ans.

2. RECHERCHES ANATOMIQUES

Structure primaire de la racine.

Nous rappellerons dans ses grands traits une étude comparative que nous avons déjà faite (1935).

La jeune racine de *Sterculia* comprend huit faisceaux de liber et de bois noyés dans du parenchyme. Le contour de l'endoderme n'est pas très précis. On peut cependant retrouver dans ses cellules des cadres subérisés que le soudan lactique met plus ou moins bien en évidence à défaut d'une coloration nette par le vert d'iode.

Dans le passage de la racine à la tige on retrouve très nettement les trois phases du bois primaire : les phases alterne, intermédiaire et superposée. Le bois alterne passe directement dans la tige hypocotylée où il se résorbe sans se raccorder à aucun niveau aux autres formations ligneuses.

Structure secondaire de la racine.

L'architecture primaire, simple, se transforme rapidement par des différenciations successives d'âge secondaire, si bien qu'au bout de quatre à cinq mois après la germination, la vascularisation du cylindre central est déjà représentée par une couronne libéro-ligneuse montrant encore les dernières traces d'éléments primaires. Mais alors se manifeste chez le *Sterculia platanifolia*, comme chez la plupart des Sterculiacées, une particularité remarquable, à laquelle DUMONT a attaché beaucoup d'importance et qu'il a retrouvée aussi bien chez les Tiliacées que chez les Malvacées et les Bombacées :

les tissus secondaires qui se forment en dehors du bois, différencient alternativement des paquets de liber et de fibres (fig. 5). Celles-ci prennent naissance à partir des jeunes cellules issues du cambium, cellules qui ont subi deux ou trois recloisonnements internes.



Fig. 5. — Coupe transversale de la racine de *Sterculia plataniifolia* montrant de grands réservoirs gommeux lysigènes (pg) dans les rayons médullaires (rm). li : liber, b : bois, scl : fibres, p : parenchyme, sub : suber.

Une conséquence de ces recloisonnements est que les paquets de cellules fibreuses ont perdu l'orientation originelle, alors que les bandes molles libériennes qui se trouvent entre ces paquets, conservent un alignement plus ou moins bien marqué.

Comme dans beaucoup d'autres types signalés par DUMONT, les plages de fibres sont ici nettement isolées les unes des autres dans les deux directions radiale et tangentielle d'une coupe. Les

files radiales de liber sont séparées régulièrement par des rayons médullaires en forme d'entonnoir (fig. 5). Les compartiments libériens ainsi délimités ont une forme conique. L'examen de plusieurs racines d'âge différent ne paraît pas démontrer un rapport précis entre cette stratification et le temps.

L'écorce de la racine est rapidement détruite et exfoliée par le fonctionnement, au niveau du péricycle, d'une assise péridermique. Ce périderme ne produit que des formations externes qui se transforment progressivement en liège. Ceci nous fait comprendre pourquoi DOUSSOT qui, contrairement à VAN TIEGHEM, avait rencontré dans la racine principale, au niveau du collet, des poches gommeuses, attribuait à celles-ci une très courte existence. En réalité, après l'exfoliation de l'écorce, la gomme continue d'être abondamment formée dans les parties externes des rayons médullaires; *et cela aussi bien dans la racine principale que dans les racines latérales de la plante âgée*. Toutes ces formations gommeuses sont bien; ainsi que l'a énoncé DOUSSOT, d'origine lysigène.

Sous la pression des éléments continuellement formés par le cambium, les réservoirs gommeux des rayons médullaires finissent par se confondre avec les éléments du périderme et vont crever à l'extérieur, tandis qu'au-dessous d'eux de nouvelles cellules remplacent le liège détruit et que de nouvelles productions gommeuses apparaissent.

Comme on le voit, ce mécanisme assez curieux, permet de rencontrer la gomme à tous moments, dans les racines âgées du *Sterculia*.

Structure de la tige.

Tige hypocotylée. — Sa vascularisation relativement simple, comprend des plages résorbées de protoxylème flanquées latéralement et intérieurement (du côté de la moelle) de métaxylème. La stratification du liber est plus précoce que dans la racine. Lorsque celle-ci est encore au stade primaire, avec un début de formation secondaire, la tige hypocotylée contient déjà une couronne libéro-ligneuse avec quelques paquets de fibres disposées çà et là, sur un premier cycle externe. L'écorce est entièrement parenchymateuse et bordée par une assise épidermique qui porte d'assez nombreux stomates et des glandes. Les glandes (fig. 12) diffèrent des poils,

non par leur mode d'insertion entre les cellules épidermiques, mais en ce que leur pédoncule, composé de cellules relativement grandes, se termine par une masse multicellulaire hémisphérique. Leur évolution, très simple, se fait à partir de cellules épidermiques qui se divisent d'abord tangentiellement puis radialement.

Le parenchyme médullaire d'une tige, sur le point de perdre ses cotylédons, ne renferme pas de réservoirs gommeux. Par contre, une tige âgée de deux ans est fortement gommifère. La gomme est présente dans les tissus corticaux et médullaires. De plus, une assise péridermique, située moins profondément que dans la racine, fonctionne au sein de l'écorce en donnant extérieurement du liège. On peut retrouver ici les larges rayons médullaires pourvus de volumineuses poches gommeuses que nous avons rencontrées dans la racine.

La nature, le nombre et la répartition des réservoirs gommeux d'une tige âgée de deux ans, nous paraissent avoir fait l'objet d'observations trop insuffisantes de la part de DUMONT. Les coupes transversales et longitudinales faites dans ces tiges, nous ont montré très fidèlement :

1° Que la gomme apparaît dans les cellules (isolées ou groupées) dont le contenu se transforme intégralement en matière mucilagineuse.

2° Que le contenu de chaque cellule ne tarde pas à se mêler avec celui des cellules voisines pour former des poches ou des pseudo-canaux lysigènes.

3° Que la répartition de ces poches ou de ces pseudo-canaux est assez régulière (écorce, moelle) mais que leur nombre est toujours très variable.

Tige âgée. — Dans la tige âgée de quatre ans le parenchyme médullaire, toujours très développé, contient un cercle de gros canaux lysigènes. Les canaux de l'écorce sont beaucoup plus nombreux, mais aussi plus petits et plus irréguliers que ceux de la moelle.

La stratification libérienne est beaucoup moins nette dans les rameaux que dans le tronc. Les bandes très larges de fibres les plus externes peuvent, en effet, se souder et former une couronne scléreuse continue.

L'écorce secondaire des rameaux est limitée extérieurement

par un épiderme dont les cellules, allongées radialement, sont fortement cutinisées.

Structure de la feuille.

Pétiole. — Les observations de Doussot permettraient d'y décrire trois parties assez distinctes. Vers la région basilaire située à cinq millimètres environ de la tige, une coupe transversale montrerait, selon l'auteur, un grand nombre de faisceaux libéro-ligneux disposés sans ordre apparent ni orientation, dans un abondant parenchyme.

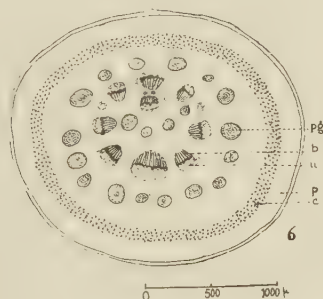


Fig. 6. — Coupe transversale de la région moyenne du pétiole de *St. platanifolia*, faite au mois de juin. On remarque une écorce relativement très développée.
p : parenchyme. *c* : collenchyme, *pg* : poche gommeuse, *li* : liber, *b* : bois.

Un peu plus loin et jusqu'à une distance de un centimètre environ du limbe, les faisceaux libéro-ligneux les plus externes se groupent de plus en plus en un cercle aplati à la partie supérieure et finalement se placent les uns à côté des autres, jusqu'à former deux arcs, dont l'un normalement orienté, situé vers le bas est sensiblement plus grand que celui situé antérieurement et d'orientation opposée. Parmi les faisceaux qui se trouvaient disséminés au centre du parenchyme, certains viennent également se placer sur les deux arcs libéro-ligneux ; les autres au contraire, plus centraux, après s'être groupés, continuent leur trajet en opposant à l'arc supérieur un arc interne collatéral. On a ainsi, en tout, trois arcs, un plus grand situé vers le bas et deux autres, plus petits, se faisant face à la partie supérieure. Enfin près du limbe, tous ces arcs se séparent

de nouveau en faisceaux isolés, pour passer dans les nervures du limbe où ils se regroupent, comme dans la partie moyenne du pétiole.

La course des faisceaux libéro-ligneux du pétiole ainsi décrite par Doussot a été résumée par nous, afin de donner une idée générale de la structure de cet organe. En réalité, une pareille structure peut subir certaines modifications avec le temps. Un simple coup d'œil sur deux schémas (fig. 6 et 7) représentant deux coupes transversales passant à peu près à égale distance du limbe et de la



Fig. 7. — Coupe transversale de la région moyenne du pétiole âgé, faite au mois d'août. Même schématisation que pour la fig. 6. On remarque dans la moelle un faisceau bicollatéral inverse. *scl* : fibres.

tige, faites sur un pétiole au mois de juin et sur un pétiole de même génération au mois de septembre, suffit amplement à montrer les rapports de la structure du pétiole avec l'âge. Tandis que le premier schéma rappelle plus ou moins la structure donnée plus haut pour la partie moyenne du pétiole, le second (fig. 7), au contraire, si nous laissons de côté les formations vasculaires centrales, se rapproche presque de la structure des rameaux. La seule différence est que dans le pétiole âgé, la couronne libéro-ligneuse a un plan de symétrie provenant de la prédominance d'un gros faisceau libéro-ligneux inférieur. Dans la région comprise entre la zone sclérifiée

et l'épiderme pilifère et glanduleux, on peut retrouver exactement toutes les caractéristiques de la tige.

Les poils ont pour origine une cellule épidermique subcubique qui s'allonge légèrement dans le sens radial, tandis que son noyau

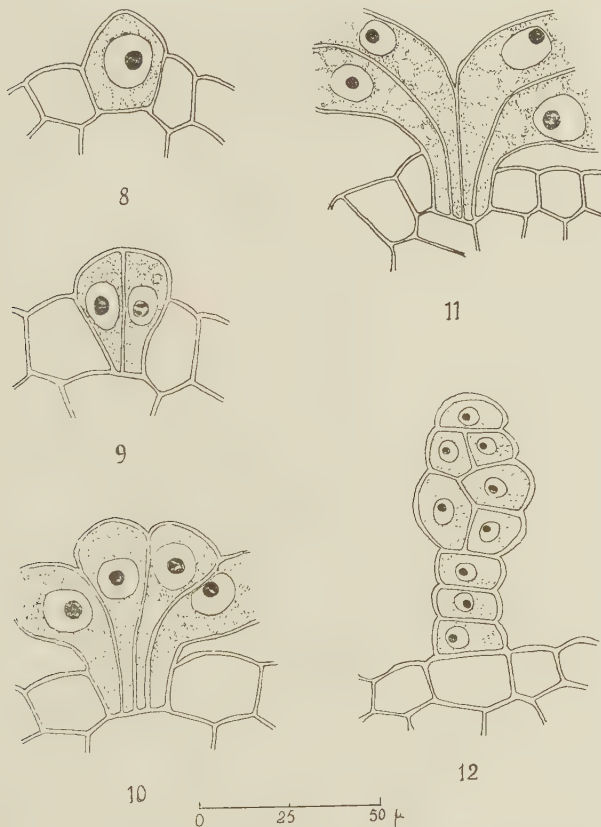


Fig. 8 à 11. — Genèse d'un poil étoilé de *St. platanifolia*.

Fig. 12. — Structure d'une glande de la même espèce.

se divise en deux dans le sens tangentiel. Les deux nouvelles cellules vont, elles-mêmes, donner naissance à quatre puis à huit (parfois à cinq ou six seulement) segments qui, eux, s'allongent parallèlement à la surface d'insertion (fig. 8-11). Les noyaux demeurent dans la partie moyenne de chaque cellule, tandis que l'extrémité cellulaire,

tout en subissant une elongation très accusée, s'enrichit en vacuoles de plus en plus volumineuses. Le terme ultime de cette évolution est la dégénérescence des divers contenus cellulaires accompagnée d'une soudure plus ou moins grande des différentes régions basilaires. Les parties apicales, restées libres, offrent alors l'aspect d'une étoile à nombre variable de branches. Un épaissement en diaphragme percé d'une petite ouverture centrale, apparaît à la base de chaque branche, ce qui permet à la lumière de celle-ci de communiquer avec celle de la cavité commune du bref pédoncule.

Les glandes (fig. 12) et surtout les poils, très abondants sur un jeune pétiole au point de rendre sa surface veloutée, tombent presque entièrement, lorsque l'épiderme se cutinise. C'est seulement sur les deux faces du limbe qu'on peut alors les retrouver en nombre considérable.

D'après les particularités qu'offre le pétiole de *Sterculia* de se modifier avec l'âge, il est aisé de comprendre pourquoi le nombre des réservoirs gommeux y est si variable. DUMONT avait noté dans la région de l'écorce un nombre très élevé de « canaux ». DOUSSOT trouvant ensuite ce nombre très grand, n'a pas cherché à le vérifier. Enfin, tous deux semblent accorder à ces formations une origine schizogène. DOUSSOT, a en effet, rencontré dans les extrémités des jeunes bourgeons des formations lysigènes, mais il admet qu'elles sont rares. En tout cas, il ne dit pas si l'on peut en retrouver dans les autres organes.

Pour notre part nous avons toujours pu faire entrer la genèse des réservoirs gommeux du pétiole dans le mode de formation lysigène rencontré partout ailleurs. Les différences morphologiques qui se manifestent entre certains canaux entraînent les mêmes remarques que pour la tige.

Pour ce qui est du limbe lui-même, nous n'ajouterons pas grand chose aux observations de DOUSSOT. Rappelons que la nervure médiane de la feuille contient les trois arcs libéro-ligneux rencontrés dans le pétiole (partie moyenne). A la base du limbe, les arcs inférieurs et supérieurs qui constituent les nervures médianes et latérales, s'accolent largement, ainsi que les faisceaux centraux.

Dans la figure schématique qu'il donne de la course des faisceaux dans la feuille, DOUSSOT appelle surnuméraires les faisceaux

constituant les bords de la nervure médiane. Si l'on admet ce terme, c'est à ceux de l'intérieur qu'il faudrait, semble-t-il, l'appliquer.

La structure générale de la feuille varie également dans le temps, comme celle du pétiole. C'est ainsi que le dessin donné par Doussot paraît correspondre à une jeune feuille. De plus, le mésophylle n'est pas formé entièrement de tissu palissadique. Ce dernier comprenant deux assises de cellules, est séparé de l'épiderme inférieur, par un tissu lacuneux à cellules étoilées.

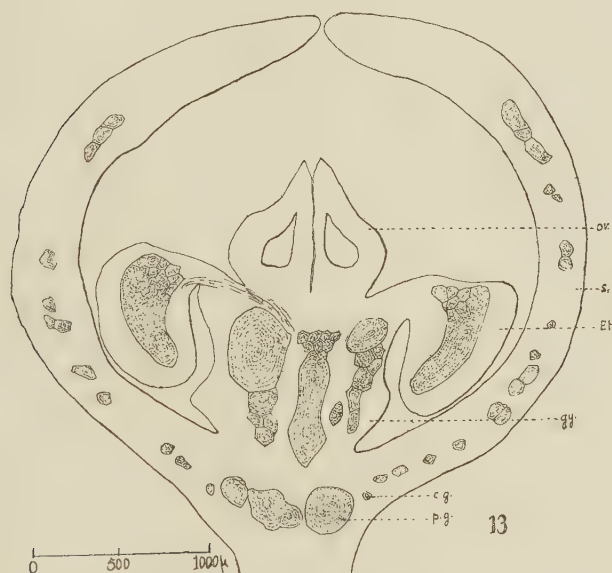


Fig. 13. — Coupe longitudinale d'une jeune fleur de *Sterculia platanifolia*. ov : ovaire, s : sépale, ét : étamine, gy : gynandrophore, cg, pg : réservoirs gommeux.

Structure anatomique de la fleur.

Une coupe transversale dans un bouton floral ne dépassant pas 500 μ de diamètre, montre déjà extérieurement une enveloppe formée par cinq sépales qui, bien que très étroitement accolés les uns aux autres, présentent des lignes de séparation très nettes. Ces sépales, peu épais, presque entièrement parenchymateux, limités intérieurement par une assise épidermique tout à fait lisse, sont

recouverts extérieurement par un feutrage rougeâtre de poils stelliformes du type déjà décrit.

La cavité ainsi limitée est incomplètement occupée par une masse parenchymateuse située dans le prolongement du pédoncule. Cette masse, anatomiquement plus ou moins homogène, d'abord fortement convexe vers le haut, ne tarde pas à s'orner latéralement d'un certain nombre de lobes qui ne sont autres que es ébauches des futures étamines.

A un âge plus avancé et pour un diamètre double, l'enveloppe externe est relativement très développée. A l'intérieur on voit un commencement de différenciation des tissus qui constitueront les diverses anthères (fig. 13). Celles-ci, portées par un très court filet, sont alors groupées autour du sommet d'un axe central encore peu développé. Dans la partie médiane des anthères, un certain nombre de grosses cellules remplies d'une gomme abondante, se colorent comme les cellules de même nature des autres organes : en violet par l'hématoxyline DELAFIELD, en rouge par la fuchsine acide dans les préparations fixées par le mélange de REGAUD,

Dans l'axe central, se rencontrent de véritables poches gommeuses entourées de cellules chargées de la même substance et dont les membranes, en se gélifiant par la suite, augmentent encore le volume de la poche centrale.

Dans les sépales eux-mêmes et particulièrement au niveau de leur point d'insertion sur le pédoncule floral, il est facile de voir un grand nombre de cellules et de poches gommeuses, affecter un alignement plus ou moins marqué.

Une coupe transversale dans un des futurs sacs polliniques, offre, à ce stade, cinq à six assises de cellules à peu près semblables situées en dehors des grosses cellules gommeuses médianes.

A ce stade de la fleur on peut assister à l'apparition des formations carpellaires.

L'axe central ou futur gynandrophore, s'allonge très rapidement à partir de ce moment. Parallèlement à cet accroissement, les poches gommeuses de son écorce et de sa partie centrale se fusionnent pour former des poches plus volumineuses, voire même des pseudo-canaux.

L'anthère, complètement différenciée, est formée de quatre sacs polliniques (fig. 14-16) accolés deux à deux et réunis seulement

par leur base à l'extrémité d'un court filet. L'ensemble peut donc s'interpréter comme une réunion de deux demi-anthères accolées par leur région basilaire. C'est en somme, à des détails près, la structure des étamines des Malvacées (DUCHARTRE, 1845; VAN TIEGHEM, 1868).

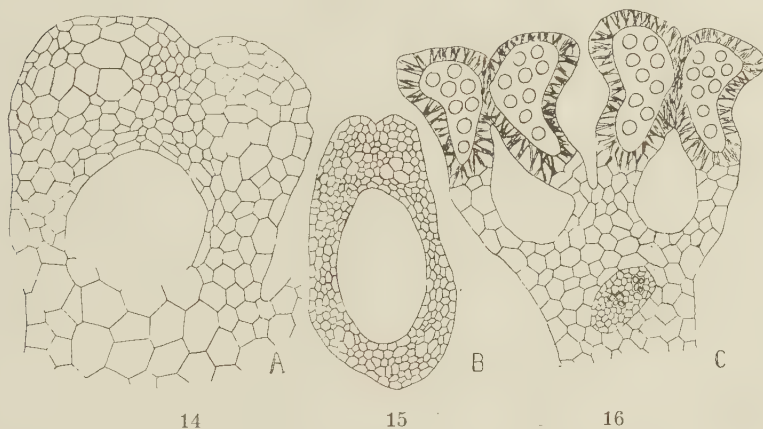


Fig. 14. — (A) Coupe transversale d'une demi-anthère. La poche gommeuse qui sépare deux jeunes sacs polliniques voisins est en voie de formation. Gr : 250.

Fig. 15 — (B) Coupe longitudinale d'une demi-anthère un peu plus âgée. Gr. : 65.

Fig. 16. — (C) Coupe transversale d'une étamine mûre. La cavité de la poche gommeuse est presque égale à celle du sac lui-même. Les quatre sacs polliniques sont nettement réunis deux par deux mais le connectif est simple. Gr. : 70.

Un sac pollinique est composé de deux parties : l'une, externe, fertile, contenant au centre de grosses cellules-mères de pollen, disposées en coupe transversale, selon une seule rangée plus ou moins arquée ; l'autre, interne, comprenant principalement une énorme poche gommeuse commune aux deux sacs voisins, limitée latéralement par une faible épaisseur de cellules.

Après gélification des membranes des cellules-mères et libération des grains de pollen, ceux-ci sont noyés dans une abondante gelée provenant de la désorganisation de toutes les cellules de l'anthère, à l'exception des deux assises externes seules. L'assise la plus externe ne tarde pas à se dessécher et à s'exfolier ; par contre, les éléments de la seconde assise s'allongent surtout radialement.

Par suite d'épaississements limités à certaines bandes, leurs membranes présentent bientôt un grand nombre de petites fibres celluloses, formant tout autour du sac qu'elles limitent, une assise mécanique en tous points comparable à celles des Malvacées.

La déhiscence est longitudinale; elle peut affecter toute la lame comprise entre deux sacs, ce qui a pour effet d'entraîner l'exsudation du mucilage sous-jacent.

Ovaire.

L'étude du développement de l'ovaire, nous oblige à envisager séparément les fleurs qui conservent intégralement les organes qui sont apparus jusqu'ici et celles qui, par avortement de leur ovaire, s'orienteront ensuite vers l'unisexualité.

Fleur hermaphrodite.

Au moment où commence la différenciation des tissus des diverses parties de l'androcée on voit apparaître à la surface de la partie supérieure du gynandrophore, cinq mamelons cellulaires, dont les dimensions augmentent rapidement dans le sens tangentiel. Ainsi s'ébauchent cinq carpelles indépendants, dont les nervures dorsales respectives correspondent précisément aux mamelons originaux. Les bords latéraux de ces carpelles s'accroissent ensuite vers le centre de la fleur tandis que leurs sommets confluent en un style unique portant un plateau stigmatique lequel dans le pistil mûr, est pentalobé.

Parallèlement aux progrès de l'accroissement des carpelles, les régions marginales prolifèrent abondamment en certains endroits distincts jusqu'à produire, en tout, quatre à six ébauches ovulaires alternant d'un bord à l'autre. Ces ébauches se forment exactement sur la marge du carpelle dans la région moyenne de celui-ci.

Le funicule de l'ovule croît perpendiculairement à la surface placentaire, jusqu'à ce que son extrémité rencontre la paroi carpellaire opposée. Il se recourbe alors à angle droit par rapport à la ligne placentaire, en sorte qu'une coupe transversale de l'ovaire passe par le plan de symétrie de l'ovule mûr.

Au moment où le jeune ovule se recourbe, sa partie terminale, devient plus étroite que la base. En même temps il se forme, au

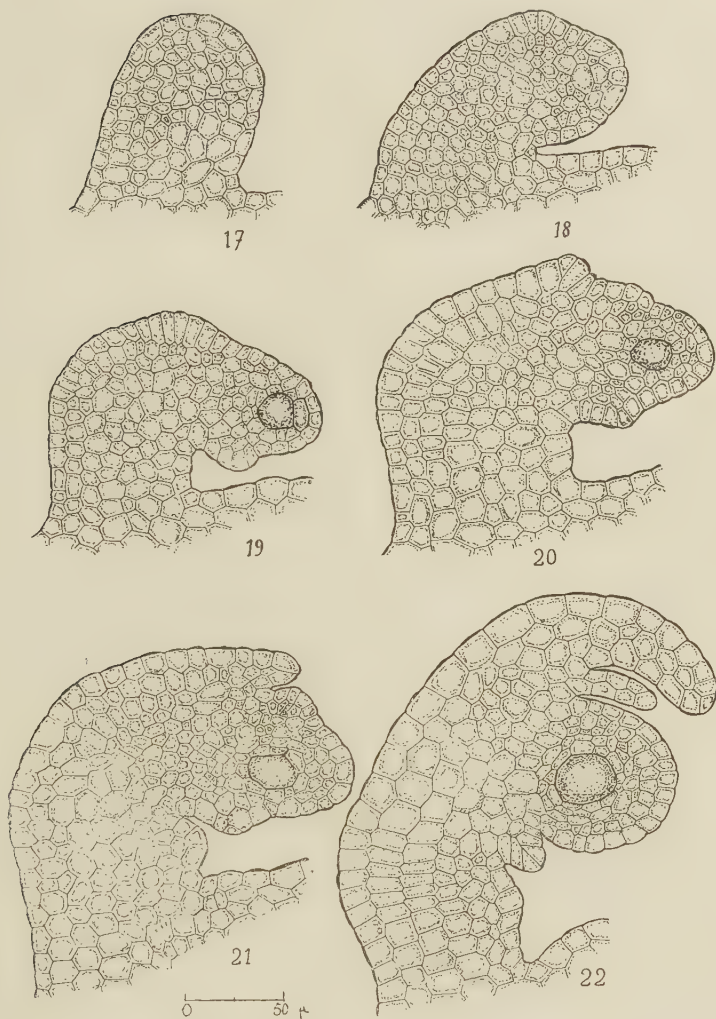


Fig. 17 à 22. — Evolution de l'ovule du *St. platanifolia*. Dans les fig. 19 à 22 l'emplacement des cellules-mères du prothalle femelle est représenté par un pointillé entouré d'un trait fort.

niveau de courbure, un bourrelet tégumentaire assez net (fig. 17-22). Puis, à la partie inférieure (du côté du placenta) l'on voit apparaître un second bourrelet. Tous deux ne constituent pas un même tégument. En effet, la deuxième formation, ébauche de la future

secondine, va rapidement progresser vers le haut pour donner un autre bourrelet en avant du premier (fig. 20).

L'évolution ultérieure est classique. Le tégument externe (le

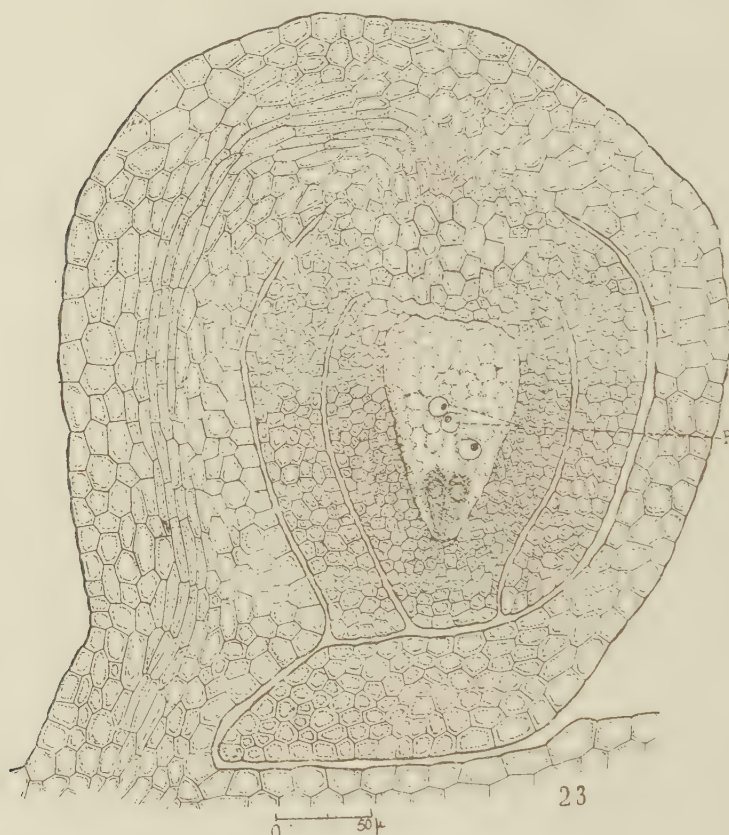


Fig. 23. — Ovule complètement évolué. Les noyaux polaires (p), situés au centre d'un cytoplasme fortement réticulé ne se sont pas fusionnés.

premier apparu) finit par coiffer complètement le nucelle et le tégument interne (fig. 23).

L'organe définitif est donc un ovule fortement anatrope et non orthotrope, comme l'affirment beaucoup d'auteurs. L'hypostase y est particulièrement bien développée et possède, à la maturité, des cellules à membranes plus ou moins sclérifiées (fig. 23).

Formation de la graine.

Nous avons décrit jusqu'ici l'ovule sans parler des substances gommeuses si abondamment représentées par ailleurs. Ces matières apparaissent ici seulement après la fécondation. Elles sont strictement localisées dans le tégument interne.

L'aspect de la future graine, peu de temps après la fécondation, donne à penser que la secondine est vouée à une disparition plus ou moins rapide. Il n'en est rien. Les éléments histologiques de ce tégument recouvrent bientôt une grande activité. En effet, lorsque la graine a atteint 4 mm. de diamètre environ, les cellules épidermiques externes de la secondine s'allongent très fortement dans le sens radial (1). Ces phénomènes ont lieu progressivement de l'hypostase vers le micropyle et finissent par obstruer l'orifice micropylaire. C'est cette couche dont les éléments auront des parois sclérifiées, qui constitue, par la suite, la partie protectrice de la graine mûre. C'est elle qui empêche la germination de la graine de l'année. Il est notable que la matière chimique des membranes cellulaires de cette assise de la secondine se transforme avec l'âge, puisque les graines de trois ou quatre ans germent facilement (v. p. 24).

Fleur unisexuée.

Tous les boutons floraux sont hermaphrodites et chez tous il est possible de suivre les premiers développements du gynécée. Mais, chez certains d'entre eux, à un stade plus ou moins avancé de leur croissance et pour des raisons difficiles à préciser, les carpelles entrent en régression et disparaissent presque complètement. La dégénérescence des tissus de l'ovaire entraîne un resserrement très étroit des étamines. Ces dernières finissent même par former une tête arrondie portée par un gynandrophore légèrement plus long que le gynandrophore des fleurs hermaphrodites (fig. 2).

Dans une fleur mâle, épanouie, il est possible de retrouver encore, au centre de la tête staminale, des restes flétris de tissus ovariens.

(1) Ce caractère est commun à un grand nombre de Malvales (BRANDZA, 1891).

3. ENCLAVES AMYLACÉES ET LIPIDIQUES

Au cours de la maturation de la graine de *Sterculia platanifolia*, on peut voir apparaître, dans les cellules de l'embryon, de l'albumen et des téguments, des enclaves amylacées. Ces dernières se montrent de plus en plus nombreuses puis font partiellement place, un peu avant la maturité de la graine, à des formations oléagineuses. La semence mûre comprendra donc dans ses divers tissus, à la fois de l'amidon et de l'huile.

Lorsque la graine vieillit, il semble se faire une répartition plus spéciale de ces deux matières : l'albumen devient sensiblement plus riche en amidon, tandis que les cellules de l'embryon se remplissent presque uniquement de grosses gouttelettes d'huile.

Etant donné les hypothèses émises (LECLERC DU SABLON, 1893 ; IWANOW, 1912 ; PFEFFER, 1872 ; VALLÉE, 1903 ; TUTTLE, 1919 ; COSTER, 1925) concernant la possibilité pour l'amidon (et d'une façon générale pour les glucides) de servir de point de départ aux lipogénèses qui s'effectuent dans les tissus végétaux, nous avons voulu noter les comportements respectifs des deux substances au cours de la germination de nos graines.

On peut constater au cours de la germination, que l'amidon diminue dans des proportions notables dans les cellules de l'albumen au profit des substances lipidiques des mêmes cellules. Par contre, la jeune plantule (racine, tige hypocotylée, cotylédons) s'enrichit dans des proportions énormes en enclaves amylacées. D'autre part, dans les parties de l'albumen en contact avec l'épiderme cotylédonnaire, il y a très peu de glucides mais, en revanche, une grande quantité d'huile. On serait donc tenté d'admettre que, dans l'albumen, l'amidon est susceptible de se transformer en huile et que ces substances, une fois dans les tissus de l'embryon, reforment des glucides.

Ces phénomènes rappellent ceux constatés par PFEFFER (1872) dans les graines de Pivoine. Détachées de la plante et laissées à l'air libre, ces graines perdent peu à peu l'amidon, tandis que les matières grasses s'accumulent. Par contre, *Linnaea borealis* (TUTTLE, COSTER), plante riche en lipides pendant l'hiver, perd, si on la place à une température douce, une partie de ces substances et s'enrichit en amidon.

Remise au froid, l'amidon disparaît, pour, de nouveau, faire place aux lipides.

L'étude de la localisation des substances précédentes dans les tissus d'une jeune plantule de *St. platanifolia* de 15 mm., montre que l'amidon est surtout réparti dans le cylindre central; les globules gras occupent la région externe de l'écorce. Il s'agit là, évidemment, d'une répartition relative, car les deux substances se retrouvent un peu partout. D'autre part, une coupe longitudinale de la partie apicale de la racine ne montre que des substances grasses dans les cellules, ce qui permet encore d'admettre que ces substances sont fabriquées plus facilement par les cellules jeunes et sont peut-être aussi, plus facilement absorbées que l'amidon.

Les mêmes observations ont été étendues au *Sterculia diversifolia* et au *Brachychiton luridum*. Nous avons retrouvé la même répartition histologique des matières de réserve chez ces deux espèces.

La transformation de l'huile en amidon, semble encore confirmée par les faits suivants : après épuisement par l'éther puis dessiccation à 100°, on peut retirer de trente graines sèches de *St. platanifolia*, 0 gr.45 de corps gras, 30 plantules de 10 mm. de longueur, non encore chlorophylliennes, provenant de graines de même âge, en fournissent 0 gr.46. Enfin, 30 plantules de 25 mm., n'ayant plus d'albumen, ne donnent plus que 0 gr.30 de substances grasses (1). Comme les conditions expérimentales ont été les mêmes, il faut donc bien admettre que la quantité d'huile augmente légèrement d'abord, malgré l'augmentation du nombre des cellules (2) pour diminuer ensuite, au cours de la germination, au profit de l'amidon qui augmente en quantité notable dans les tissus.

Les extraits éthérés effectués chez les deux autres espèces, corroborent les résultats fournis par le *St. platanifolia* :

(1) Ces substances disparaissent par la suite presque complètement.

(2) Les germinations ont été réalisées sur papier buvard maintenu humide. En conséquence, en dehors de l'oxygène et de l'eau, les plantules n'ont reçu aucun apport de l'extérieur.

Sterculia diversifolia.

Dans 30 graines sèches....	0 gr.30
— 30 plantules de 4 mm.	0 gr.36
— 30 plantules de 25 mm.	0 gr.25

Brachychiton populneum.

Dans 30 graines sèches....	0 gr.32
— 30 plantules de 5 mm.	0 gr.37
— 30 plantules de 25 mm.	0 gr.26

La valeur absolue de ces résultats a peu d'intérêt, bien que les lots de graines eussent sensiblement le même poids. Ce qui importe avant tout, c'est la comparaison des résultats. On ne peut attribuer la diminution de l'huile à une utilisation plus rapide que celle de l'amidon, car à mesure que les lipides disparaissent, les cellules se remplissent d'une énorme quantité d'amidon. De plus, les plantules étant élevées sur papier buvard humide et n'ayant pas de chlorophylle, on ne peut invoquer un apport extérieur. Il ressort donc que les lipides ont la propriété de se transformer en glucides. La migration des substances se ferait sous la forme de lipides, ces substances se rencontrant seules dans le liber.

La coexistence de l'huile et de l'amidon a été mise en évidence par nous chez les Sterculiées, les Dombéyées, les Hélictérées, les Buettneriées et les Lasiopétalées. Chez les Hermannées l'albumen est seulement oléagineux (1).

Enfin, citons pour mémoire les résultats de l'analyse chimique des albumens du *Cola acuminata* et du *Theobroma Cacao* :

Noix de Cola	{ Corps gras 0,585 %
	{ Amidon 33,754 %
Albumen du Cacao	{ Corps gras 50 %
	{ Amidon 6 à 12 %

(1) Des albumens oléo-amylacés ont été signalés chez un petit nombre de familles exclusivement tropicales : Coulacées, Cathédracées, Strombosiacées, Harmandiacées, Octonémacées.

B. Morphologie comparée des Sterculiacées.

a) MORPHOLOGIE COMPARÉE DE LA FLEUR

1^o Description empirique des divers types floraux des Sterculiacées.

Les caractères floraux des Sterculiacées, tels qu'ils figurent dans les ouvrages classiques sont les suivants (1).

Fleurs hermaphrodites, rarement unisexuées ; actinomorphes ou plus rarement zygomorphes ; 5-mères avec androcée dédoublé ; calicule parfois absent. Calice valvaire. Corolle quelquefois absente ; chez les fleurs de grandes dimensions elle est homodrome ou antidrome. Androcée bicyclique : cycle épisépale staminodial ou absent, cycle épipétale fertile et souvent dédoublé. Anthères à deux sacs ; déhiscence longitudinale, rarement poricide. Ovaire supère souvent porté par un androgynophore, souvent 5-mère, généralement épipétale. 2-∞ ovules anatropes par loge, micropyle externe. Stigmates en nombre égal ou supérieur à celui des carpelles. Fruit sec. Graine à albumen plus ou moins abondant et charnu ; cotylédons plats ou plissés ou spiralés. Fleurs en inflorescences compliquées, quelquefois en petites cymes.

Ainsi qu'on le voit, cet exposé n'est qu'une collection de caractères génériques entre lesquels il serait bien difficile de trouver un lien objectif.

a) Buettnériées — Lasiopétalées.

Nous n'insisterons pas longuement sur ces tribus *dans le présent chapitre*, car les botanistes sont d'accord pour leur attribuer la formule florale suivante :

5 S + 5 P + 5 E épipétales + 5 staminodes (parfois absents) épisépales + 5 carpelles (parfois moins) épipétales.

Nous avons vérifié l'exactitude de cette formule chez plusieurs espèces. Chez les Buettnériées on peut voir des dédoublements d'étamines. Chez les *Leptonychia*, par exemple, on en compte cinq groupes de trois, alternant avec cinq staminodes épisépales.

(1) La description que nous donnons est celle de SCHUMANN *in* ENGLER et PRANTL, T. III, VI, p. 68.

Dans la sous-tribu des Théobromées (Buettneriées) il y a également des dédoublements staminaux. On trouve cinq paires chez *Theobroma Cacao*, chez d'autres espèces du même genre, BAILLON cite cinq groupes de trois étamines épipétales (1). Les sacs polliniques sont généralement séparés les uns des autres. Contrairement à l'opinion de BAILLON, chaque étamine est formée de quatre sacs polliniques et non de deux.

Il est à remarquer que la formule florale ci-dessus est celle d'une fleur obdiplostémone; les morphologistes (EICHLER, VELENOWSKY) y voient une des caractéristiques des Sterculiacées. Nous aurons l'occasion de revenir longuement sur ce point dans le chapitre suivant.

b) Sterculiées.

Le *Sterculia platanifolia* nous fera comprendre l'organisation générale des autres Sterculiées. La formule d'une fleur hermaphrodite de cette espèce est, rappelons-le :

5 S + 0 P + 5 groupes de 3 étamines épisépales + 5 C alternisépales.

Chaque carpelle contient de 2 à 5 ovules anatropes à raphé horizontal.

Or, pour BENTHAM et HOOKER, l'androcée comprendrait chez les genres *Sterculia* et *Tarrietia* 10 à 15 étamines., *Cola* 10 à 12, *Heritiera* 5.

Pour BAILLON les *Sterculia* et *Tarrietia* ont 10 à 20 étamines. Les *Cola* et *Heritiera* ont des anthères disposées en cercles vers le sommet de la couronne commune. Il n'en cite pas le nombre. Précisons, comme autre caractère, rapprochant ces deux derniers genres, l'absence d'albuimen.

Enfin, pour EICHLER, les Sterculiées ont des groupes staminaux alternisépales. L'organisation de cette tribu répondrait donc à celle des Dombéyées que l'auteur décrit plus particulièrement.

Notre description du *Sterculia platanifolia* (p. 29) ne s'accorde pas, on l'a vu, avec celle de ces différents auteurs. *St. carthagenensis*, *St. colorata* et *Tarrietia argyrodendron* ont la même structure que

(1) BAILLON ne cite pas ces espèces.

St. platanifolia. Par contre, *Cola acuminata* et *Heritiera littoralis* ont des androcées qui diffèrent de ceux des *Sterculia* et *Tarrietia*. Une observation minutieuse montre que l'opinion qui considère chez ces espèces les étamines comme formées de deux sacs polliniques, est erronée. La fig. 24 représente une étamine de *Cola* avec

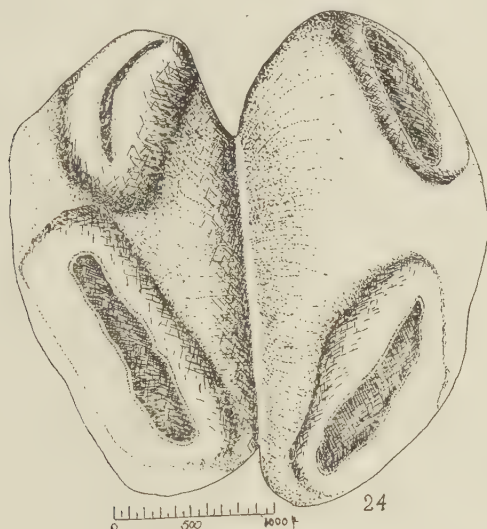


Fig. 24. — Une anthère de *Cola acuminata* avec ses quatre sacs polliniques.

ses quatre sacs polliniques très éloignés les uns des autres. On comprend que de pareils ensembles, placés côte à côte, puissent donner l'illusion de deux plateaux d'étamines superposés. Il n'y a donc chez *Cola* que 5 étamines et, fait inattendu, ces étamines sont alternisépales.

Il y a des étamines à deux sacs superposés chez *Heritiera littoralis* seulement. Mais cette réduction est secondaire et non originelle. Le manque de place en est certainement la cause, puisque dans la fleur morphologiquement hermaphrodite, plus dilatée, nous avons pu retrouver les 20 sacs polliniques théoriques.

c) Eriolaenées.

Cette tribu de 14 espèces, toutes indiennes, est complètement indépendante pour BENTHAM et HOOKER, lesquels la placent entre

les Hélictérées et les Dombéyées. Ils indiquent les caractères suivants : involucre de 3-5 pièces, calice 5-mère, corolle 5-mère, étamines monadelphes ∞ , staminodes 0, ovaire 5-10 loculaire, style étoilé 5-10 lobé, capsule ligneuse, à déhiscence loculicide, graines ailées.

Pour BAILLON les Eriolaenées sont des Hélictérées. La diagnose précédente est admise par lui, mais il rectifie le nombre des loges carpellaires qui varierait de quatre à douze.

Aucun de ces auteurs n'émet une opinion sur la répartition et la situation des étamines par rapport aux pièces du périanthe. Les espèces examinées par nous, ont toujours montré plus de 25 étamines étagées sur une colonne commune. On ne peut dire s'il y a des paquets d'étamines épisépales ou épipétales, ou les deux à la fois.

d) Dombéyées.

Cette tribu comprend les espèces sur la structure desquelles on paraît le moins d'accord. Pour BAILLON, « l'androcée est composé de cinq faisceaux d'étamines fertiles superposées aux sépales et cinq staminodes en forme de languettes pétalcides, oppositipétales » p. 66. . . . « Le gynécée est libre formé d'un ovaire à cinq loges alternipétales », p. 67.

BENTHAM et HOOKER ne mentionnent pas la position des étamines. Selon EICHLER, il faut prendre le contre-pied de ce que dit BAILLON, les paquets staminaux de même que le gynécée sont épipétales. Le diagramme floral serait ici obdiplostémone, comme chez les Buettneriées et les Lasiopétalées.

Enfin, d'autres auteurs comme CAVANILLE, LINDLEY, citent chez les Dombéyées des androcées de 20 étamines et plus.

Voici les diagnoses de trois genres que l'on a cru devoir séparer du genre *Dombeya*.

Pour DE CANDOLLE, les *Trochetia* ont des espèces dépourvues de calicule (en réalité il existe, mais est très caduc) ; le tube staminal long, porte 15 étamines fertiles et 5 staminodes. L'ovaire 5-loculaire a des loges pluriovulées.

Pour CAVANILLE, les *Ruizia* comprennent les espèces à androcée composé de 20, 30, 40 étamines monadelphes à la base, à ovaire 10-loculaire, à loges 2-ovulées. Les fleurs portent à leur base, un calicule de 3 bractéoles.

Pour LINDLEY, les *Astiria* sont des Dombéyées à 20 étamines

fertiles, sans staminodes, à bractéoles distinctes. L'ovaire toujours 5-loculaire n'a plus qu'un seul ovule par loge.

Quelle est la valeur de ces caractères génériques ? Nous avons essayé de répondre à cette question.

Les fleurs d'espèces très diverses, conservées dans l'alcool, reçues de l'Ile de la Réunion, jointes à un matériel frais provenant de deux espèces des serres du Jardin des Plantes de Montpellier, nous ont permis de relever les faits suivants, à notre avis essentiels, si l'on veut situer les Dombéyées dans la famille et même comprendre la morphologie florale des Sterculiacées en général.

Nous avons eu entre les mains les espèces suivantes de l'Ile de la Réunion :

Dombeya viburnoides Cordem.

— *elegans* —

— *pilosa* —

— *ferruginea* Cav.

— *punctata* —

— *scabrida* —

— *orbicularis* Cordem.

— *reclinata* —

Espèces provenant du Jardin des Plantes de Montpellier :

Dombeya Mastersii Hook.

— *spectabilis* Boj.

Contrairement à ce que disent les ouvrages classiques, les Dombéyées ne paraissent être hermaphrodites qu'exceptionnellement (*D. spectabilis*, p. ex.). Toutes celles qui sont citées plus haut, ont des fleurs polygames. Ces fleurs ont à leur base un calicule unilatéral formé de bractéoles libres ou soudées ou de longues bractées libres et ligulées.

Les fleurs mâles sont plus grandes. L'ovaire n'y est représenté que par une touffe de poils surmontant les carpelles régressés. Le style peut exister, mais il ne porte jamais de stigmates. Les étamines au nombre de 15 alternent par groupes de trois avec cinq staminodes épipétales trois ou quatre fois plus grands qu'elles. Les anthères sont extrorses à déhiscence longitudinale. Le pollen est du type décrit chez *D. spectabilis* (v. 2^e thèse).

Les fleurs, femelles ont des pétales trois ou quatre fois plus courts. Le gynécée est pentaloculaire et épisépale ; sa position est parfois intermédiaire entre un sépale et un pétale. Le style est formé de longs stigmates parfois enroulés. Le tube staminal porte 15 étamines bien conformées, mais à *anthères vides* et 5 *staminodes à peine plus longs qu'elles*.

On peut rencontrer des fleurs hermaphrodites de dimensions intermédiaires entre les fleurs unisexuées. Les ovules et les grains de pollen y sont bien conformés. Il en est de même des cellules reproductrices.

A côté de ces fleurs que l'on peut qualifier de régulières il en est de plus intéressantes, ayant entre 10 et 20 étamines fertiles. Les nombres les plus communs sont 12, 14, 15, 17, 18. Celui de 20 étamines fertiles est très rare. La fleur dans ce dernier cas, n'a pas de staminodes mais l'on peut compter cinq étamines épipétales plus grandes que les autres. Leur pollen est stérile (réduit à la coque protectrice).

Parallèlement aux variations du nombre des étamines, on peut compter 0, 2, 3, 6, 8, et plus fréquemment 5 staminodes. Cela prouve donc que les étamines épisépales peuvent, elles aussi, subir des régressions.

Le cas du *Dombeya ferruginea* est suggestif. Nous avons pu noter chez cette espèce, 10, 12, 15, 16, 18 étamines fertiles avec en contre-partie, 2 à 10 staminodes. Ces derniers sont quelquefois *anthérifères sur un côté*. Ces anthères ont généralement des grains de pollen, mais toujours réduits à leurs enveloppes.

L'ovaire, supère et sessile, a 2, 3, 4 et, le plus souvent, 5 loges carpellaires. Une même espèce peut présenter, dans une même ombelle, des fleurs à nombre de carpelles variables. Chaque loge comprend deux ovules anatropes, pendants, apotropes. La graine, albuminée, contient un embryon petit à cotylédons foliacés et bipartites.

Ce polymorphisme floral, on le voit, diminue beaucoup la valeur des genres *Ruizia* et *Trochetia*. Mais il y a aussi, chez les Dombeyées, un polymorphisme foliaire exagéré. Un exemple illustrera ce fait. Les trois espèces suivantes : *Dombeya acutangula*, *D. angulata*, *D. palmata*, constituent, selon l'*Index Kewensis*, une seule et même espèce. Or, c'est CAVANILLE qui les a décrites toutes les trois, et il avait eu la possibilité d'étudier ces plantes sur place. On conçoit,

après cela, qu'il soit difficile de décrire les espèces et, même, dans une certaine mesure, les genres de la tribu des Dombéyées. Mais c'est précisément le grand intérêt de cette tribu, car rarement des groupes végétaux n'offrent, avec plus de netteté, autant de tendance au polymorphisme.

A côté du *Dombeya*, les *Melhania* n'ont plus que 10 étamines monadelphes : cinq stériles pétaloïdes épipétales et cinq fertiles alternes.



Fig. 25. — Fleur de *Dombeya spectabilis* coupée longitudinalement. Comme l'indique le dessin, l'échantillon qui l'a inspiré présentait des groupes d'étamines fertiles en position presque alternipétale.

Retenons de cette description que les Dombéyées ont la formule florale théorique suivante.

5 S + 5 P + (5 × 3) E épisépales + 5 E (ou staminodes) épipétales + 5 C épisépales ou épipétales ou le plus souvent en position intermédiaire entre un sépale et un pétale.

Quelques remarques doivent être ajoutées ici. Les groupes staminaux fertiles ne sont pas toujours épisépales ; ils ont souvent une position déviée sans cependant se placer exactement entre deux sépales. Il en est de même des staminodes qui ne sont pas toujours rigoureusement épipétales (fig. 25). Quoi qu'il en soit, nous ne pouvons admettre le diagramme obdiplostémone d'EICHLER.

e) Hélictérées.

Les espèces de cette tribu ne sont généralement l'objet d'aucune remarque spéciale ; leurs descriptions sont inspirées à la fois de ce que l'on sait des Sterculiées et des Dombéyées.

Pour BENTHAM et HOOKER et pour BAILLON, les fleurs sont hermaphrodites. Le calice 5-mère est gamosépale et valvaire. Les pétales sont libres, tordus, à onglets allongés. Le réceptacle se prolonge par un gynandrophore très long chez les *Helicteres*, *Ungeria*, *Kleinhovia*. Les étamines sub-sessiles, chez ces trois genres, au nombre de 15, s'insèrent à la base de l'ovaire comme chez les Sterculiées. Le gynécée 5-mère est épisépale et comprend ∞ ovules par loge.

Chez les *Pterospermum* examinés par nous, l'organisation est celle des Dombéyées, mais avec un nombre fixe d'étamines qui comprend cinq faisceaux de trois étamines fertiles épisépales et cinq staminodes alternes.

Dans ce genre, beaucoup plus fréquemment que dans le genre *Dombeya*, on peut constater la position nettement épisépale des groupes staminaux. *Les pétales eux-mêmes ont une insertion presque épisépale*. Leurs parties supérieures alternent avec les sépales, grâce à l'effet d'une torsion. Nos recherches ont mis clairement en évidence ce fait qui avait échappé à tous nos prédécesseurs.

Enfin, ici encore, le gynécée est épisépale. Aux cinq carpelles correspondent cinq loges pluriovulées. Des fausses cloisons, le plus souvent incomplètes, se dressent verticalement dans le plan de symétrie de ces loges. Chaque loge renferme ∞ ovules anatropes à raphé horizontal.

EICHLER ne donne pas de diagramme pour les Hélicterées, mais, implicitement, il ramène leurs formules florales à celles des autres Sterculiacées, à une formule obdiplotémone. Pas plus que pour les Dombéyées, cette opinion n'est acceptable, comme nous le verrons.

f) Hermanniées.

Les espèces de cette tribu n'ont pas la même organisation que celles des Buettneriées et des Lasiopétalées qui sont les seules tribus présentant, avons-nous dit, une *architecture conforme aux descriptions données*. Cependant tous les auteurs sont unanimes à leur donner la formule suivante :

5 S + 5 P + 5 E épipétales + 5 staminodes (chez deux genres seulement) épisépales + 5 C épisépales.

Seuls les *Melochia* ont un gynécée épipétale.

Il faut voir chez les Hermanniées une stabilité florale plus grande que chez les Dombéyées et les Hélicterées. Il y a, de plus,

une réduction de l'androcée. Les organes qui ont fourni les faisceaux staminaux des précédentes tribus ne se sont pas dédoublés ici. Les staminodes également ont disparu, sauf chez les *Physodium* et les *Melochia*. Cette stabilité florale et la position épipétale de l'étamine fertile ne doivent pas nous tromper; nous verrons plus loin (p. 63) que les Hermanniiées ne peuvent être séparées des Hélictérées et des Dombéyées et doivent être représentées, comme ces dernières, par un diagramme diplostémone.

2^o Explication théorique des structures florales des Sterculiacées.

Les résultats fournis par les observations précédentes, comme on s'est rendu compte, ne permettent pas d'expliquer la structure florale des Sterculiacées. Des recherches complémentaires s'imposent. VAN TIEGHEM avait montré tout le parti qu'on pouvait tirer de l'étude de la course des faisceaux dans l'explication des structures florales. Sans doute, l'anatomie seule est insuffisante, mais, unie aux autres modes d'investigation, elle est susceptible de donner des résultats du plus haut intérêt.

Dans le cas présent, c'est l'anatomie qui, utilisée avec critique, nous a permis de résoudre les problèmes.

Pour des raisons que l'on comprendra aisément à la fin de ce chapitre, nous passerons en revue les tribus dans l'ordre suivant : Eriolaenées, Dombéyées, Hélictérées, Hermanniiées, Sterculiées, Buettneriées, Lasiopétalées.

Les mêmes espèces que précédemment nous ont servi de matériel d'étude.

a) Eriolaenées.

Une coupe transversale dans le pédoncule floral montre une couronne libéro-ligneuse régulière et une écorce parenchymateuse. Au niveau des sépales, cinq faisceaux vasculaires épisépales se détachent de la stèle. Dans l'écorce ils se trifurquent. Les trois faisceaux vont irriguer un sépale (voir fig. 26 des Dombéyées; la structure des Eriolaenées est sensiblement la même).

A un niveau très légèrement supérieur cinq autres faisceaux exactement superposés aux précédents, quittent la stèle et, après avoir longé les cinq faisceaux des sépales jusqu'au point de la trifur-

cation ils se divisent en deux. L'une des branches se dirige obliquement vers le pétale, l'autre pénètre dans les étamines.

A un niveau encore un peu plus haut cinq nouvelles branches vasculaires, alternes avec les précédentes, sortent de la stèle. Dès leur entrée dans l'écorce, ces faisceaux se relèvent pour pénétrer après plusieurs dédoublements tangentiels dans les paquets d'étamines du cycle interne. Enfin, ce qui reste de la stèle va émettre, au sommet du court gynandrophore, d'abord des faisceaux qui seront les nervures dorsales des carpelles puis, finalement, en alternance avec les nervures dorsales, des faisceaux destinés aux marges des carpelles. La stèle s'épuise ainsi.

En résumé, du point de vue de la vascularisation, nous voyons : un cycle de faisceaux des sépales, un cycle *superposé épisépale*, pour les étamines externes *et les pétales*, un cycle pour les étamines internes, deux cycles pour les carpelles.

Cette vascularisation est très remarquable :

1° Tous les organes floraux ont leur vascularisation autonome, issue directement du cylindre central à des niveaux différents conformément à la conception théorique de la fleur. Seuls, les pétales n'ont pas de vascularisation propre et sont rattachés au cycle externe d'étamines. Donc pétales et étamines externes sont ici sur un même rang, appartiennent à un même cycle. Etant donné, d'une part, la superposition des sépales et des étamines externes, ainsi que celle de leur vascularisation et, d'autre part, l'alternance régulière des autres cycles vasculaires, il faut admettre l'absence d'un cycle interposé entre les sépales et les étamines externes. Ce cycle est la corolle ; celle-ci est théoriquement absente, mais remplacée, ici, par une branche staminale pétaloïde.

2° Les carpelles sont irrigués par des verticilles alternes de faisceaux naissant à des niveaux superposés. Il y a donc théoriquement, ici, deux cycles de carpelles, en raison de l'autonomie remarquable des appareils vasculaires des divers organes floraux.

Le diagramme théorique est donc le suivant (fig. 25 a) :

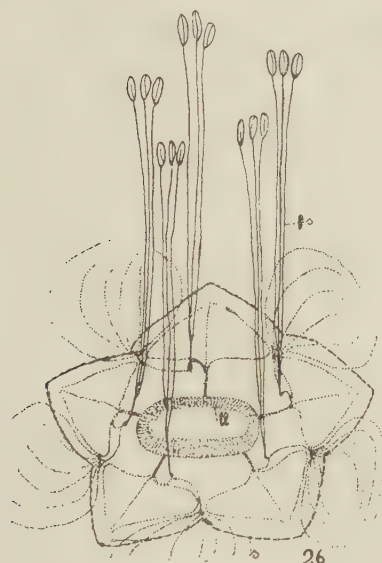
b) Dombéryées (fig. 26-27).

La vascularisation des fleurs du *Dombeya* est exactement la même — compte tenu du nombre d'étamines des paquets staminaux

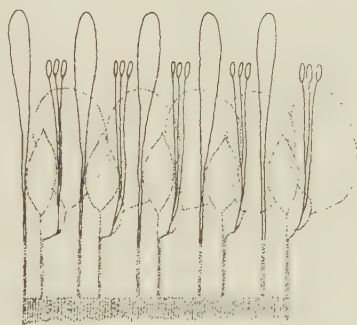


25 a

Fig. 25 a. — Diagramme théorique des Eriolaenées. Nous supposons la fleur apétale et nous rattachons, par des traits obliques, les pétales apparents aux paquets staminaux épisépales correspondants.



26



27

Fig. 26. — Schéma expliquant la course des faisceaux dans les Dombéyées. Les traits pleins figurent les faisceaux staminaux (fs) dressés verticalement ; les pointillés représentent la course des branches vasculaires dans les sépales et les « pétales » au niveau d'insertion du calice.

Au centre la trace de la couronne libéro-ligneuse (ll).

Autour des vaisseaux qui irriguent les sépales un pointillé plus gras indique le contour des sépales (s).

Fig. 27. — La figure 26 est, ici, supposée ouverte dans un plan. Les staminodes ont été ajoutés afin de montrer leur alternance non avec les « pétales » mais avec les branches verticales des étamines.

Les faisceaux des sépales et des étamines ont été disjoints sur la dernière partie du parcours.

— que celle des fleurs des Eriolaenées, avec la seule différence que les faisceaux qui vascularisent les paquets d'étamines externes longent sur un plus grand parcours (au delà de la trifurcation) le faisceau

des sépales (fig. 26). Au-delà de la trifurcation le faisceau longé est l'une des nervures latérales des sépales. Comme il peut s'agir des nervures latérales droites ou gauches, on conçoit l'existence de fleurs homodromes et antidromes, puisque les « pétales » de ces fleurs sont irrigués par des branches vasculaires issues du faisceau vasculaire staminal.

La déviation du faisceau staminal a une grande influence sur le plan floral : le paquet d'étamines externes rigoureusement épisépale chez les Eriolaenées occupe ici une position intermédiaire entre les pièces du périanthe, et ce décalage entraîne encore celui de toutes les autres pièces florales (staminodes = cycle interne et carpelles) lesquelles se mettent ainsi en alternance avec les étamines externes fertiles. Ce décalage étant plus ou moins accentué suivant les fleurs, on comprend que les divers auteurs aient tantôt attribué aux fleurs des Dombéyées une structure diplostémone, tantôt une structure obdiplostémone. Les résultats exposés ci-dessus montrent que l'obdiplostémonie n'est pas originelle mais dérivée ; c'est ce que nous avons appelé une pseudo-obdiplostémonie.

Le diagramme des Dombéyées est celui des Eriolaenées.

c) Hélictérées (fig. 28).

On retrouve ici, quant au périanthe et à l'androcée externe, la structure anatomique de la fleur des tribus précédentes. La seule différence réside dans les points de sortie des faisceaux des sépales et des étamines fertiles. Ceux-ci, au lieu de se détacher de la stèle comme chez les Eriolaenées et les Dombéyées, au niveau des sépales, la quittent un peu au-dessous.

Si, à la suite de VAN TIEGHEM, nous admettons que l'insertion vraie des feuilles florales est le point d'insertion du faisceau sur la stèle, les Hélictérées diffèrent donc des Eriolaenées et des Dombéyées par un décalage entre l'insertion vraie (qui serait à la sortie du faisceau) et l'insertion apparente (qui serait celle du limbe correspondant anatomiquement à la ramification du faisceau).

On remarque que, quel que soit le niveau de sortie des deux faisceaux superposés qui sont destinés aux sépales et aux étamines externes, ils s'accompagnent toujours très étroitement.

Le diagramme des Hélictérées est en conséquence identique à celui des groupes précédents.

La présence d'un gynandrophore, à peine ébauché, chez les Eriolaenées, inexistant chez les Dombeyées, donne à la fleur des Hélictérées des caractères nouveaux que nous retrouvons dans toutes les tribus possédant cet organe.

Dans les groupes précédents, étamines et « pétales » étant tous deux libres, les faisceaux qui les irriguent quittent l'écorce avec eux. Chez les espèces à gynandrophore, les étamines étant conrescentes avec l'axe, au moins sur un certain parcours, leurs branches vasculaires ne quittent l'axe que plus haut, au niveau où les étamines se séparent du gynandrophore.

Le gynandrophore présente donc à sa base une stèle centrale et cinq faisceaux staminaux corticaux destinés aux étamines externes. Dans sa région moyenne, le cylindre central émet en alternance avec les précédents, les cinq cordons vasculaires aboutissant aux cinq staminodes représentant le cycle d'étamines internes.

Pterospermum acerifolium Benth. — La fleur a de grandes dimensions. Sa structure confirme admirablement notre interprétation de la fleur des Sterculiacées étudiée jusqu'à présent. Les paquets d'étamines externes et les « pétales » sont rigoureusement insérés à l'aisselle des sépales. L'unité morphologique du complexe étamines externes-« pétale » est particulièrement nette. L'anatomie est identique à celle des fleurs des tribus précédentes, mais le faisceau calicinal et celui du complexe « étamine-pétale » y sont encore plus rigoureusement dans le même plan radial, ce qui explique cette superposition si curieuse des sépales et des « étamines-pétales ». La fleur du *Pterospermum* représente en somme, dans l'ensemble des types étudiés, la structure la plus primitive, celle qui est la plus voisine de la structure originelle ; le genre *Dombeya* étant le plus dérivé, la déviation vasculaire étant la plus grande.

Les carpelles ici n'épuisent pas entièrement la couronne vasculaire qui se présente à la base. Les vaisseaux qui subsistent après la naissance des carpelles continuent verticalement leur course jusqu'au style.

d) Hermanniiées (fig. 28).

Les Hermanniiées ont la structure des Hélictérées quant à la sortie profonde des faisceaux calicinaux et staminaux-pétales. Ces derniers, au lieu de rester dans le même plan radial que les faisceaux

calicinaux, dévient, et les étamines externes, ainsi que les «pétales», font leur apparition en position alternisépale. La déviation est aussi importante que chez les Dombéyées les plus prononcées à cet égard, mais elle est remarquablement fixe chez les Hermanniiées, alors qu'elle est flottante chez les Dombéyées.

Les Hermanniiées n'ayant généralement pas d'étamines internes, le gynécée s'oriente en alternance avec l'androcée externe, c'est-à-

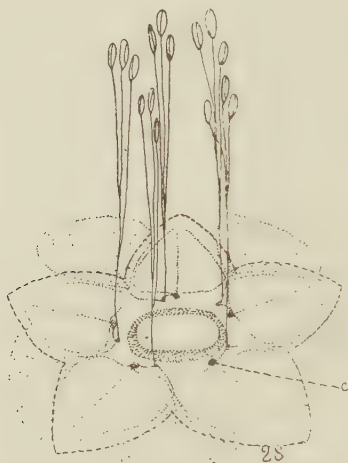


Fig. 28. — Schéma montrant la course des faisceaux dans les Hélictérées. On constate qu'au niveau d'insertion apparent des sépales, les cordons vasculaires (c) qui y sont destinés ne se rattachent pas à la couronne centrale; ils s'en sont détachés à un niveau inférieur.

La coupe passant par le niveau des étamines externes, les étamines internes, insérées à un niveau plus haut, ne sont pas figurées.

Pour la signification des traits, voir fig. 26.

dire devient épisépale. Lorsque les étamines internes sont présentes (à l'état de staminodes), comme chez les *Melochia*, le gynécée se met en alternance avec ce cycle le plus voisin, c'est-à-dire avec les staminodes; il devient épipétale. Ici encore nous voyons l'influence des étamines sur la position du gynécée. Ces faits sont tout à fait comparables à ceux décrits par VELENOWSKY chez *Rhodiola rosea*.

Les Hermanniiées peuvent donc être représentées par les deux diagrammes théoriques suivants (fig. 28 a et 28 b) :

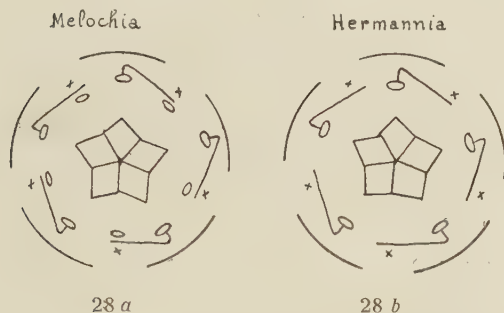


Fig. 28 a et 28 b. — Les fleurs sont toujours considérées comme apétales ; les pétales apparents sont figurés par des traits obliques et rattachés aux paquets d'étamines correspondants.

c) Sterculiées (fig. 29-30).

Il y a lieu de faire une distinction entre les genres *Sterculia* et *Tarrietia* d'une part, *Cola* et *Heritiera* d'autre part.

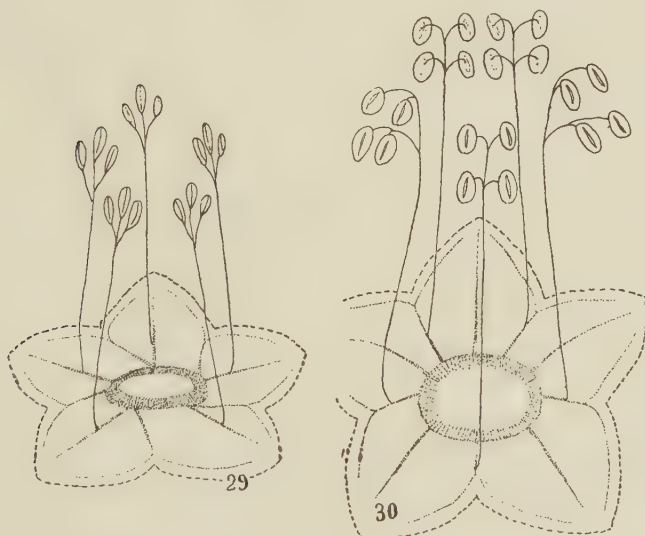


Fig. 29. — Course des faisceaux dans le *Sterculia platanifolia*. Les étamines sont toujours épispéales.

Fig. 30. — Course des faisceaux dans le *Cola acuminata*. Les étamines sont alternispéales. Le schéma représente, dans chaque étamine, les quatre sacs polliniques nettement séparés les uns des autres.

Sterculia, Tarrietia (fig. 29).

Une coupe transversale dans le pédoncule contient un anneau libéro-ligneux. Au niveau des sépales celui-ci émet cinq branches vasculaires qui, dès leur naissance, bifurquent tangentiellement dans le plan horizontal. Cinq faisceaux vont vers les sépales et cinq autres branches se dirigent obliquement vers les espaces intercalicinaux (fig. 29). Les cordons des sépales émettent cinq paquets vasculaires verticaux qui pénètrent dans le gynandrophore. Au sommet de ce dernier chaque groupe vasculaire se divise en trois. Ainsi sort un groupe de trois étamines comprenant une étamine médiane supérieure et deux étamines inférieures latérales (v. p. 29).

Donc retenons, dès maintenant, qu'il n'y a pas, comme on l'a cru, chez les *Sterculia* et les *Tarrietia*, deux cycles d'étamines, l'un de cinq étamines dédoublées, l'autre d'étamines simples, mais seulement cinq paquets épisépales de trois étamines.

Les faisceaux obliques envoient, après bifurcation, leurs deux branches dans les tissus marginaux de deux sépales voisins.

Une importante remarque s'impose ici. Le faisceau qui se rend dans la nervure dorsale, ainsi que celui qui prend la direction alternisépale, n'ont pas nécessairement une insertion commune sur l'axe. En effet, on peut voir naître des faisceaux destinés aux marges des sépales, isolément, tout en étant insérés au même niveau, mais jamais toutefois en position alternisépale.

Cette instabilité de la structure anatomique est très singulière. C'est le seul exemple que nous ayons à signaler parmi les Sterculiacées. Elle semble démontrer que la fleur des *Sterculia* et des *Tarrietia*, bien que paraissant, à certains égards, très différenciée, n'a cependant pas encore acquis ses caractères définitifs.

A la base de l'ovaire, la couronne vasculaire centrale du gynandrophore émet, entre les faisceaux staminaux, cinq paquets vasculaires qui vont directement dans les nervures dorsales des carpelles. En alternance avec les paquets précédents et dans un plan sensiblement supérieur, la stèle s'épuise en fournissant cinq cordons vasculaires. Chacun d'eux bifurque pour envoyer un faisceau dans les bords juxtaposés de deux carpelles voisins. *C'est la répétition de ce qui se passe au niveau du calice, avec la différence qu'ici les faisceaux dorsaux et marginaux sont rigoureusement alternes, qu'ils sont*

en nombre constant, et que l'insertion des deux verticilles se fait toujours à des niveaux différents.

La formule florale des *Sterculia* et *Tarrietia* est donc la suivante :
 $5 S + 0 P + 5 E$ épispéales trifurquées + $5 C$ alternispéales.

Cola, *Heritiera* (fig. 30).

Le pédoncule montre une couronne libéro-ligneuse. Au niveau des sépales, cette couronne envoie simultanément dans l'écorce dix faisceaux vasculaires. Cinq d'entre eux pénètrent dans la nervure dorsale de chaque sépale. Les cinq autres, en alternance, se dédoublent tangentiellement et seront les nervures marginales des sépales comme chez *Sterculia*. Ces derniers faisceaux, avant de bifurquer tangentiellement, envoient, chacun, verticalement dans le gynandrophore un rameau vasculaire : celui de l'étamine.

Que conclure de ces observations ? Le fait que chez les Sterculiées les étamines sont tantôt épispéales, tantôt alternispéales, montre que l'insertion des étamines n'est pas un caractère constant et permet de supposer que ces structures dérivent de fleurs ayant dix étamines insérées respectivement sur les faisceaux alternispéales et épispéales. Le type théorique dont les Sterculiées dériveraient aurait le diagramme suivant (fig. 30a) :



Fig. 30 a. — Le diagramme est celui d'une fleur diplostémone à pétales avortés. Les carpelles, ici, sont libres.

Enfin le fait que, contrairement à ce que nous avons vu chez les autres Sterculiacées, les deux verticilles sont insérés sur la stèle dans un même plan, semble indiquer une contraction extrême de l'entre-nœud staminal.

Les faisceaux des marges des sépales, ainsi que nous le verrons chez les Buettnériées, représentent, à notre avis, les dernières traces de pétales.

f) Buettnériées (fig. 31).

Le pédoncule présente en coupe transversale, une couronne vasculaire. Au niveau des sépales il s'en détache dix branches (fig. 31) dont cinq se rendent dans les sépales après avoir émis verticalement

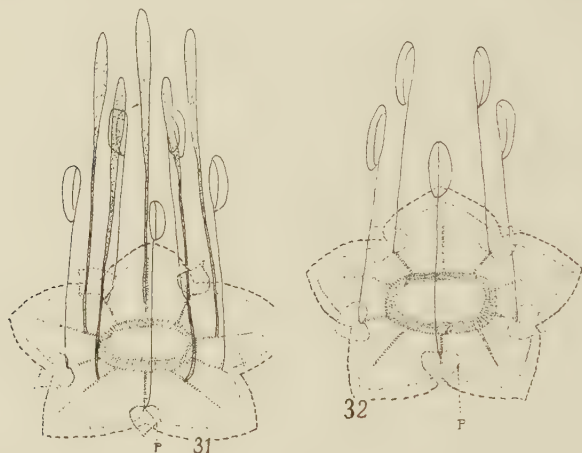


Fig. 31. — Schéma indiquant la course des faisceaux dans les Buettnériées. La vascularisation marginale dérive des branches vasculaires destinées aux pétales. Les étamines fertiles sont épipétales et les staminodes épisépales.

La schématisation reste celle des dessins précédents (*p* : vascularisation des pétales).

Fig. 32. — Course des faisceaux dans les Lasiopétalées. La structure générale reste celle des Buettnériées.

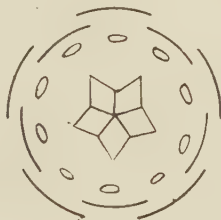
Dans les deux figures la naissance des faisceaux des étamines fertiles doit être rapprochée de la couronne libéro-ligneuse.

une branche destinée aux staminodes. Les cinq autres, *alternes*, se dirigent vers le *pétale*. Avant de pénétrer dans ces organes, ils trifurquent tangentiellement. Les branches latérales constituent les nervures marginales des sépales ; les médianes se redressent légèrement et pénètrent dans le pétale. Enfin, ces mêmes faisceaux épipétales détachent verticalement, avant leur trifurcation, un cordon vasculaire destiné à l'étamine fertile.

Ce qui reste de la couronne vasculaire fournit, au-dessus du niveau des sépales, cinq paquets épipétales destinés aux nervures carpellaires dorsales, tandis qu'elle s'épuise ensuite en pénétrant dans les bords carpellaires.

Cette description correspond bien à celle donnée par BAILLON pour les Buettneriées. La formule florale de cette tribu est donc : $5 S + 5 P + 5$ staminodes épisépales $+ 5 E$ épipétales $+ 5 C$ épipétales.

La projection des différentes pièces sur un plan horizontal, donne l'illusion d'une obdiplostémonie en raison de la position épipétale du gynécée (fig. 32 a). En vérité, l'anatomie ne permet



32 a

Fig. 32 a. — Le diagramme de Buettneriées est celui d'une fleur à pétales normaux. L'insertion vasculaire des staminodes et des étamines fertiles ne permet pas de décaler les cycles staminaux.

pas une telle interprétation, puisque staminodes et étamines fertiles sont irrigués de faisceaux tous nés au même niveau sur l'axe central.

Doit-on faire intervenir la position épipétale du gynécée ? C'est ce que nous verrons plus loin.

Chez *Theobroma Cacao* les faisceaux staminaux épipétales se dédoublent tangentiellement pour irriguer les cinq paires d'étamines fertiles.

Chez les *Commersonia* les faisceaux épisépales destinés aux staminodes se divisent tangentiellement en trois branches qui irriguent les divisions des staminodes tripartites. Ce fait qui peut paraître banal est, à notre avis, d'une grande importance, si l'on veut rapprocher les Buettneriées des Sterculiées en se basant uniquement sur des données anatomiques. Le diagramme est en effet, celui d'une Sterculiée mais avec des pétales.

g) Lasiopétalées (fig. 32).

La structure des Lasiopétalées est exactement celle des Buettnériées à la seule différence que les staminodes, quand ils existent, ne sont pas vascularisés (1).

Nous avons également rencontré des pétales qui n'étaient plus vascularisés et d'autres qui ne recevaient qu'une trachée !

On pouvait espérer que l'observation du niveau d'insertion des staminodes pourrait ici permettre de vérifier s'il existe, comme l'affirment les divers auteurs, une obdiplostémonie. Précisément, la structure entièrement parenchymateuse de ces pièces en voie de régression évidente, ne peut fournir la solution du problème. Chaque staminode est une étamine réduite à un très mince filet. N'était leur position, ces organes auraient l'aspect de simples appendices calicinaux, des ligules.

3° *Observations critiques sur la structure florale des Sterculiacées.*

Il ressort de nos recherches que l'anatomie peut apporter une contribution efficace à la connaissance de la morphologie florale des Sterculiacées.

Il résulte nettement que les Sterculiacées comprennent deux groupes de tribus différant par leur structure florale : les Eriolaenées, Hélicitérées, Dombéyées et Hermanniées d'une part ; les Sterculiées, Buettnériées et Lasiopétalées d'autre part. La distinction de ces deux groupes est non seulement mise en évidence par la morphologie florale, mais encore, ainsi qu'on le verra, par d'autres caractères tels la structure foliaire, l'origine de la gomme.

Les différences entre ces deux groupes sont assez accusées pour permettre la distinction de deux sous-familles basées surtout sur la structure florale ; le type de l'une serait le genre *Eriolaena* (sous-famille des Eriolaeneae), celui de l'autre, le genre *Theobroma* ou *Commersonia* (sous-famille des Theobromeae).

Dans la première sous-famille (Eriolaeneae), les étamines stériles, lorsqu'il y en a, sont toujours celles du cycle interne, malgré les apparences. De plus (fig. 26-28) il n'y a pas de corolle vraie. Le

(1) Tout au moins ceux des fleurs que nous avons examinées.

cycle externe d'étamines est épisépale, et l'une des branches du faisceau staminal irrigue un organe pétaloïde (pétale des auteurs), lequel est sur le même cycle que les étamines et n'en est qu'une dépendance au même titre que les autres rameaux du paquet staminal. Cette étamine-pétale prend ensuite, par une déviation de sa branche vasculaire, une position plus ou moins alternisépale et une forme plus ou moins dissymétrique, pour rétablir la symétrie florale.

Chez les Eriolaenées, cas le plus simple, seule la branche vasculaire du pseudo-pétale est déviée vers l'espace intercalicinal, la branche staminale proprement dite restant épisépale, ainsi que, bien entendu, les étamines qui la reçoivent.

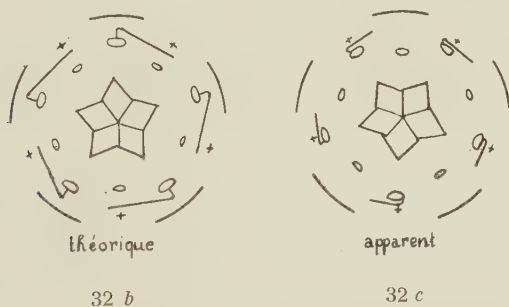


Fig. 32 b. — Dans ce diagramme théorique la fleur est redressée et par suite les paquets staminaux externes deviennent épisépales. Les pièces qui représentent, morphologiquement, les pétales sont rattachées à ces paquets staminaux. Le gynécée est épisépale.

Fig. 32 c. — Les paquets staminaux externes occupent une position alternisépale par suite de la torsion vasculaire. Cet état de fait imprime aux cycles supérieurs des positions nouvelles ; le gynécée devient ainsi alternisépale.

Chez les Hélictérées, la déviation de la branche du pseudo-pétale est accompagnée d'une déviation très faible du faisceau staminal lui-même. Les étamines externes ont donc ici une tendance à prendre une position alternisépale. Ces faibles différences de structure entre Eriolaenées et Hélictérées expliquent l'opinion de BAILLON qui unit les premières aux secondes.

Chez les Dombéyées la déviation du faisceau des étamines-pétales est encore plus accentuée, de sorte que l'on peut rencontrer

dans les cas extrêmes des étamines externes alternisépales (« épipétales »).

Le cas des Hermanniées, enfin, peut être défini, comme représentant la stabilisation du type extrême de déviation des Dombeyées.

Les diagrammes théorique (basé sur l'anatomie) et apparent (basé sur la position externe des pièces) de la sous-famille des Eriolaenae sont figurés fig. 32 *b* et 32 *c*.

Dans la sous-famille des Theobromeae, l'androcée est théoriquement bicyclique, mais l'un des cycles manque chez les Sterculiées (cycle externe absent chez *Cola*, l'interne absent chez *Sterculia*), et dans les autres tribus (Buettneriées, Lasiopétalées) les étamines fertiles sont les étamines épipétales, c'est-à-dire internes.

Lorsque cette sous-famille montre une corolle, celle-ci est une corolle vraie et non formée d'une branche staminale pétaloïde. En comparant les structures de *Sterculia* et *Cola* avec celles de *Theobroma* et *Thomasia* (fig. 32), on remarque que les premières, bien que apétales, possèdent néanmoins exactement l'appareil vasculaire qui, chez les secondes, se rend aux pétales et aux nervures marginales des sépales. On peut donc conclure de cette observation que les *Sterculia* et *Cola*, c'est-à-dire les Sterculiées, ont perdu leur corolle dont il ne subsiste que la vascularisation, comme l'androcée épisépale des Primulacées n'est représenté que par les faisceaux.

Nous croyons que les faisceaux des nervures latérales des sépales qui prennent naissance sur le tronc vasculaire allant aux pétales ont été captés secondairement par le calice, ce qui expliquerait la raison de la régression de la corolle. Nous donnons comme preuve le fait que dans la sous-famille des Eriolaenae les nervures marginales du calice provenaient de la trifurcation du faisceau épisépale et non d'un faisceau épipétale, tel que celui qui existe par exemple chez *Cola* (fig. 30).

L'insertion vasculaire des étamines chez les Theobromeae est classique et n'offre aucune des particularités des espèces de l'autre sous-famille. Il n'y a par conséquent, aucune intervention d'une déviation dans le plan floral. Les diagrammes théoriques et apparents sont les mêmes, se superposent (fig. 32 *d*) :



32 d

Fig. 32 d. — Un seul diagramme doit donc être envisagé chez les *Theobromaeae*. C'est celui d'une fleur diplostémone, à pétales normaux, mais dont le gynécée est épipétale.

4° *L'obdiplostémonie chez les Sterculiacées.*

EICHLER (1878) et VELENOWSKY (1910) citent les Sterculiacées parmi les familles présentant de l'obdiplostémonie (Ericacées, Crasulacées, Géraniacées, Oxalidacées, Saxifragacées, Linacées, Trémandracées). Cette anomalie consiste, comme on sait, dans le fait que les étamines épipétales représentent le cycle externe, alors que les étamines épisépales constituent le cycle interne.

Il ne suffit cependant pas de constatation morphologique. EICHLER lui-même (tome II, p. XVIII) montre que les traces vasculaires doivent, avant tout, être prises en considération. Dans l'obdiplostémonie typique, le cycle épipétale est plus âgé que le cycle épisépale et doit donc être inséré à un niveau plus bas que le point d'apparition des étamines épisépales.

Or, peut-on parler d'obdiplostémonie, lorsque les insertions ont lieu à un même niveau ? Pourquoi n'y verrait-on pas une condensation plus grande des cycles floraux ?

Nos descriptions nous apprennent que l'obdiplostémonie signalée chez les Dombeyées, Hélicterées, Hermanniiées et Eriolaenées n'est qu'une *pseudo-obdiplostémonie*, due au fait que le faisceau staminal épisépale subit une torsion plus ou moins accentuée qui le fait occuper une position variable.

Chez les Buettneriées, les Sterculiées et les Lasiopétalées cette structure n'existe plus, mais, malgré la position de l'ovaire on ne peut non plus parler ici d'obdiplostémonie, puisque staminodes et

étamines s'insèrent à un même niveau sur l'axe. On ne peut même pas admettre une semi-obdiplostémonie.

Un gros argument en faveur de l'obdiplostémonie est fourni, évidemment, par les positions épipétales des carpelles. Mais doit-on donner dans le cas présent une importance si grande à la position du gynécée ? Jetons d'abord un coup d'œil sur la position de l'ovaire chez les familles où l'obdiplostémonie est indiscutable et classique. Chez *Viscaria vulgaris* (Caryophyllacées) les étamines sont disposées sur un cercle et le gynécée est tantôt épisépale, tantôt épipétale. Or d'après HOFMEISTER, l'explication générale des gynécées obdiplostémones est simple: ils se mettent en alternance avec le cycle staminal précédent. Précisément chez *Viscaria* cette interprétation n'a plus de sens.

Selon VELENOWSKY le gynécée s'oriente non d'après le plan floral théorique, mais d'après les structures de fait. Ainsi, d'après cet auteur, *Rhodiola rosea* (Crassulacées) a des carpelles qui alternent avec les pétales dans les fleurs femelles, alors que dans les fleurs mâles, les carpelles, rudimentaires, sont épipétales.

D'après EICHLER, chez beaucoup d'espèces voisines des Caryophyllacées il n'est pas rare de trouver des androcées obdiplostémones et un gynécée épisépale. CELAKOWSKY (1875) pense que dans de pareils cas la position primitive (épisépale) des carpelles est si solidement ancrée dans l'espèce par l'hérédité que le gynécée n'est plus influençable par les modifications staminales. Ceci ne prouve rien.

Voyons maintenant les Sterculiacées.

Dans cette famille, la position de l'ovaire est très variable, sauf chez les Buettneriées et les Lasiopétalées. C'est ainsi que chez les *Hermannia* on trouve des carpelles épisépales, alors que les *Melochia*, extrêmement voisins, ont un gynécée épipétale. Chez les *Sterculia* et les *Tarrietia*, l'ovaire est alternisépale, alors que chez les *Cola* et les *Heritiera*, il est épisépale. Enfin, l'ovaire des Dombéyées et des Hélictérées montre, nous l'avons vu, à cet égard une grande instabilité.

Cette instabilité explique pourquoi BAILLON décrit pour les Dombéyées un gynécée épisépale, alors que le même gynécée est, d'après EICHLER, épipétale. Nous avons constaté qu'en réalité l'ovaire oscille entre ces deux positions extrêmes.

Nous pouvons ainsi conclure finalement que si l'obdiplostémonie ne peut plus expliquer les diagrammes des Eriolaenées, Dombéyées, Hélictérées et Hermannées, elle ne paraît pas devoir être admise non plus chez les autres tribus.

L'obdiplostémonie vraie n'existe pas chez les Sterculiacées, il n'y a qu'une obdiplostémonie apparente que nous avons appelée pseudo-obdiplostémonie.

b) ANATOMIE COMPARÉE, PRINCIPALEMENT ANATOMIE COMPARÉE DE LA FEUILLE.

« On pourrait donc — et on devrait — scruter les caractères anatomiques d'espèce en espèce, de genre en genre, comme cela s'est fait pour les organes visibles à l'œil nu ou à la loupe ».

« Les détails anatomiques sont des faits comme d'autres, et il n'y a pas de raison pour les négliger ». A. DE CANDOLLE : La photographie, 1880.

Dans le but de rechercher des caractères anatomiques stables, caractéristiques des diverses tribus en même temps que *susceptibles de contrôler les particularités notées dans la structure florale*, nous nous sommes adressé, après maints tâtonnements, aux feuilles âgées et, dans chacune d'elles, à la région basilaire du limbe (premier mériphylle). Nous avons déjà la conviction que cette partie de la feuille peut fournir sûrement, chez les Sterculiacées, des diagnoses à l'espèce, au genre et à la tribu, lorsque nous eûmes connaissance des travaux de M. MORVILLEZ (1923) et de son élève DEHAY (1934-1935) portant sur les mêmes régions foliaires d'autres plantes et où des conclusions analogues avaient été notées.

Pour M. MORVILLEZ, « *dans les séries végétales déterminées, l'évolution de l'appareil floral et celle de l'appareil conducteur foliaire se sont effectuées parallèlement... Comme dans n'importe quel domaine des sciences biologiques, il ne saurait être question de lois d'une rigueur absolue ; à une organisation florale déterminée ne correspondra pas un type de feuille défini. Les plantes envisagées ne devront jamais être étudiées en dehors de la série à laquelle elles se rattachent, mais par comparaison avec les plantes affines* ».

L'auteur pense que les structures anatomiques compliquées avec faisceaux libéro-ligneux médullaires ou corticaux, présence simultanée de deux arcs libéro-ligneux postérieur et antérieur, constituent, contrairement à l'opinion généralement répandue, des caractères primitifs. Par contre un arc libéro-ligneux unique, ouvert vers le haut, est un signe de différenciation plus tardive.

Dans une récente communication ayant pour titre « Les affinités entre Euphorbiales, Morales et Malvales », où il résume succinctement ses travaux fondamentaux, DEHAY (1938), commentant d'abord les résultats auxquels est parvenu BURTT DAVY (1937) déclare « qu'avec les auteurs anglais, l'utilisation des caractères anatomiques en vue de confirmer la classification basée sur la morphologie florale va connaître un renouveau d'actualité ». Mais en dehors des particularités propres au vaisseau ligneux, DEHAY ajoute que « l'anatomie comparée de l'appareil libéro-ligneux foliaire peut donner elle aussi d'excellentes indications ». Cet appareil se montre constitué chez les Euphorbiacées « par une gouttière postérieure fermée en avant par une lame libéro-ligneuse plane, et en section transversale, cet ensemble apparaît sous la forme de deux arcs libéro-ligneux superposés se regardant par leur bois. l'un, postérieur fortement convexe, l'autre rectiligne (ou à convexité atténuée) et perpendiculaire au plan de symétrie de l'organe ».

Dans les Moracées, Euphorbiacées et Sterculiacées (pour cette dernière famille l'auteur ne donne que quatre genres) « l'arc antérieur est généralement bien développé. On l'observe dans la grande majorité des genres de Sterculiacées et de Moracées, tandis qu'il manque chez de nombreux genres d'Euphorbiacées. Enfin, dans les trois groupes, le pétiole apparaît comme un organe particulier, dont la symétrie libéro-ligneuse est très différente de celle de la nervure principale. Tandis qu'au contraire chez la plupart des Dicotylédones, il se montre identique dans ces deux régions de la feuille ».

L'auteur conclut à l'importance qu'il croit devoir attribuer à l'anatomie foliaire en vue de prouver une parenté réelle entre Euphorbiales, Morales et Malvales.

L'énumération des thèses précédentes mettant en relief l'intérêt que présente la feuille serait toutefois bien loin de donner une idée de toute l'importance que revêt l'anatomie foliaire, si nous ne

rappelions les belles découvertes de P. BERTRAND et de son école qui font de l'anatomie foliaire un facteur indispensable et sûr dans la recherche des affinités des plantes fossiles.

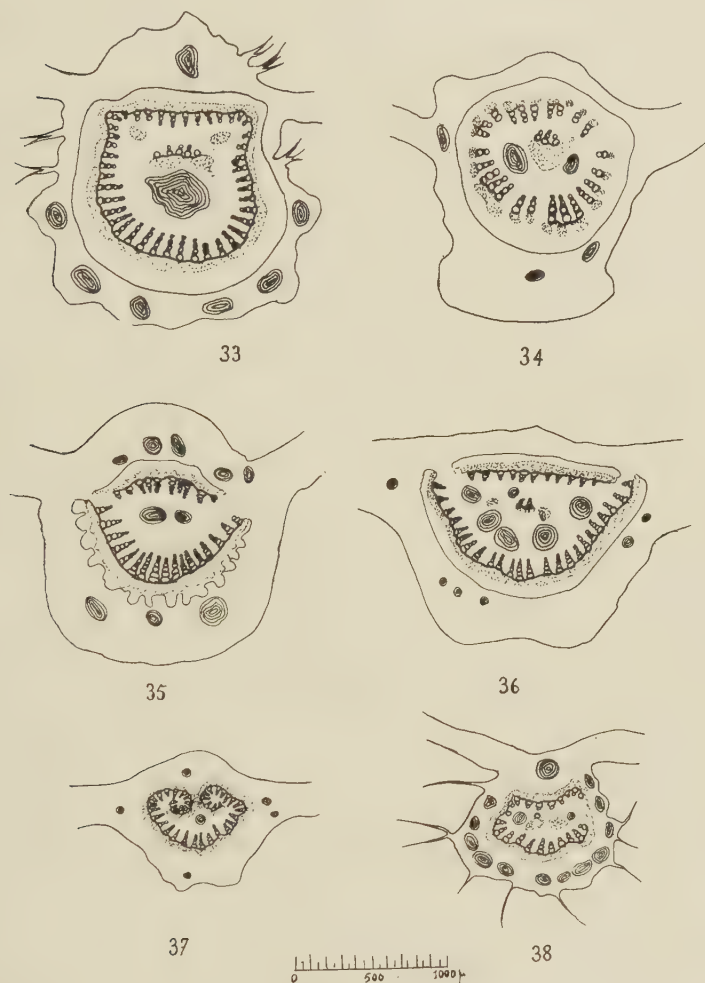


Fig. 33 à 38. — Selon l'ordre numérique : *Sterculia striata*, *St. platanifolia*, *Cola acuminata*, *Heritiera minor*, *Tarrietia argyrodendron*, *Sterculia angustifolia*.

(Les lignes concentriques figurent des poches gommeuses, le pointillé représente le liber. Autour du liber l'espace occupé par les fibres, lorsque celles-ci existent, est limité par un trait continu).

Toutes ces preuves du rôle joué par la feuille ne pouvaient que nous encourager à vérifier si les caractères anatomiques ont des rapports avec ceux de la fleur.

Eriolaenées :

Nombre de genres : 1

Nombre d'espèces : 14

Nombre d'espèces étudiées : 3

Les trois espèces étudiées : *Eriolaena Hookeriana*, *E. spectabilis* et *E. Wallichii*, montrent en section transversale deux arcs libéro-ligneux antéro-postérieurs et une moelle occupée par des paquets de vaisseaux criblés et ligneux épars.

Sterculiées :

Nombre de genres : 8

— — étudiés : 4

— d'espèces : 465.

— — étudiées : 26

Une couronne vasculaire continue chez 10 espèces (38, 5%) :

Sterculia : *alata*, *angustifolia*, *bicolor*, *bullata*, *guttata*, *lanceolata*, *platanifolia*, *striata* (fig. 33).

Tarrietia : *trifoliolata*, *argyrodendron* (fig. 37).

Deux arcs libéro-ligneux, l'un postérieur en forme de gouttière plus ou moins accentuée, l'autre antérieur pouvant figurer une lame aplatie, chez 16 espèces (61,5%) :

Sterculia : *monosperma*, *Balanghas*, *triphaca*, *chicha*, *longifolia*, *tomentosa*, *quadrifida*, *hyposticta*, *arabica*.

Cola : *acuminata* (fig. 35), *Natalensis*, *gigantea*.

Tarrietia cochinchinensis.

Heritiera : *attenuata*, *minor* (fig. 36), *littoralis*.

Faisceaux libéro-ligneux médullaires, parfois accompagnés d'îlots libériens isolés : chez toutes les espèces étudiées à l'exception de cinq (donc chez 80%) :

Sterculia : *triphaca* (qui possède par contre un faisceau cortical).

— *arabica*.

Tarrietia argyrodendron.

Cola acuminata, *Natalensis*.

Ces faisceaux libéro-ligneux médullaires sont bicollatéraux inverses avec disparition du bois postérieur chez :

Sterculia : *alata*, *Balanghas*, *bullata*, *guttata*, *longifolia*.

Cola gigantea.

Tarrietia cochinchinensis.

Heritiera sp.

En outre, chez les *Sterculia angustifolia* (fig. 38) et *hyposticta*, le xylème du système vasculaire central est réduit à un ou deux vaisseaux seulement.

Enfin, signalons qu'aucune des espèces ne présente une anatomie réduite à un arc libéro-ligneux seul.

Hélictérées.

Nombre de genres : 6

— — étudiés : 4

Nombre d'espèces : 142

— — étudiées : 20

Une couronne libéro-ligneuse continue chez 3 espèces (15%) :

Helicteres Isora.

Pterospermum semisagittatum, *acerifolium* (fig. 39).

Deux arcs libéro-ligneux antéro-postérieurs chez 15 espèces (75%) :

Helicteres scabra (fig. 42), *carpinifolia*, *corylifolia*, *elongata*, *hirsuta*, *orthotheca*, *angustifolia*, *brevispita*.

Pterospermum : *Jackianum*, *Blumeum*, *suberifolium*, *lanceafolium*, *aceroides*.

Myrodia : *longifolia*, *floribunda*.

Faisceaux libéro-ligneux médullaires (le bois pouvant être réduit à un ou deux vaisseaux) chez 8 espèces (40%) :

Helicteres Isora.

Pterospermum : *Jackianum*, *Blumeum*, *semisagittatum*, *lanceafolium*, *acerifolium*, *aceroides*.

Myrodia longifolia.



.Fig. 39 à 45. — Dans l'ordre numérique : *Pterospermum acerifolium*, (*Helicteres brevispita*, *Kleinhovia hospita*, *Helicteres scabra*, *Trochetia grandiflora*, *Dombeya hirsutum*, *Dombeya ovata*. (Même schématisation que pour les figures précédentes).

Un arc postérieur seul sans lame antérieure chez deux espèces (10%) :

Myrodia penduliflora.

Kleinhovia hospita (fig. 41).

Les faisceaux libéro-ligneux médullaires sont bicollatéraux inverses avec régression totale du bois postérieur, partielle du bois antérieur, chez les espèces suivantes :

Petrospermum : *acerifolium*, *aceroides*, *Blumeaenum*, *Jackianum*,
lanceaefolium, *semisagittatum*, *suberifolium*.

Myrodia longiflora.

Enfin, chez *Helicteres brevispita* (fig. 40) on constate la présence d'un faisceau cortical.

Dombéyées.

Nombre de genres : 7

— — étudiés : 6

Nombre d'espèces : 296

— — étudiées : 24

Une couronne libéro-ligneuse continue chez 8 espèces (37,5%).

Dombeya : *amaeliae*, *cannabina*, *ferruginea*, *palmata*.

Trochetia : *grandiflora* (fig. 43), *uniflora*.

Astiria rosea.

Ruizia lobata.

Deux arcs libéro-ligneux antéro-postérieurs (l'arc antérieur souvent aplati) chez 13 espèces (54%).

Dombeya : *acutangula*, *Bruceana*, *angulata*, *elliptica*, *alba*, *hirsutum*,
obovalis, *punctata*.

Pentapetes : *corchorifolia*, *phoenicea*.

Melhanian : *velutina*, *Hamiltonia*, *ferruginea*.

Faisceaux libéro-ligneux médullaires parfois accompagnés d'îlots libériens isolés, chez 7 espèces (29%).

Dombeya : *amaeliae*, *angulata*, *Brucei*, *cannabina*, *hirsutum* (fig. 44),
ferruginea, *punctata*.

Un arc libéro-ligneux postérieur seul, sans arc antérieur chez 2 espèces (8,3%) :

Dombeya ovata (fig. 45).

Melhanian abyssinica.

On peut noter chez 4 espèces, des faisceaux médullaires libériens sans aucune trace de bois :

Dombeya : *acutangula*, *alba*, *Bruceana*, *elliptica*.

Enfin, indiquons que les faisceaux libéro-ligneux médullaires notés sont bicollatéraux inverses avec régression du bois postérieur chez 5 espèces :

Dombeya : *acutangula*, *alba*, *Bruceana*, *hirsutum*, *punctata*.

Chez une espèce : *Trochetia grandiflora*, on observe des faisceaux corticaux.

Hermannies :

Nombre de genres : 6

— — étudiés : 4

Nombre d'espèces : 517

— — étudiées : 31

Une couronne libéro-ligneuse continue chez 1 espèce (3%) :

Melochia nodiflora.

Deux arcs libéro-ligneux antéro-postérieurs (tous deux en gouttière) chez 12 espèces (38%) :

Waltheria : *involucrata* (fig. 46), *ferruginea*, *parviflora*.

Melochia : *corchorifolia*, *graminifolia*, *hirsuta*, *inflata*, *manducata*, *stricta* (fig. 49), *tomentosa*, *ulmaroides*.

Hermannia viscosa.

Faisceaux libéro-ligneux médullaires : 0%.

Un arc libéro-ligneux postérieur seul sans arc antérieur chez 18 espèces (58%) :

Hermannia : *alnifolia*, *althaeifolia*, *aurea*, *betonicaefolia* (fig. 50), *depressa*, *exstipulata*, *Gerardii*, *hyssopifolia*, *nicans* (fig. 48), *pulchella*, *rotundifolia*.

Waltheria : *americana*, *bahamensis*, *communis*, *elliptica*.

Melochia : *betonicaefolia*, *pyramidata*.

Physodium corymbosum (fig. 51).

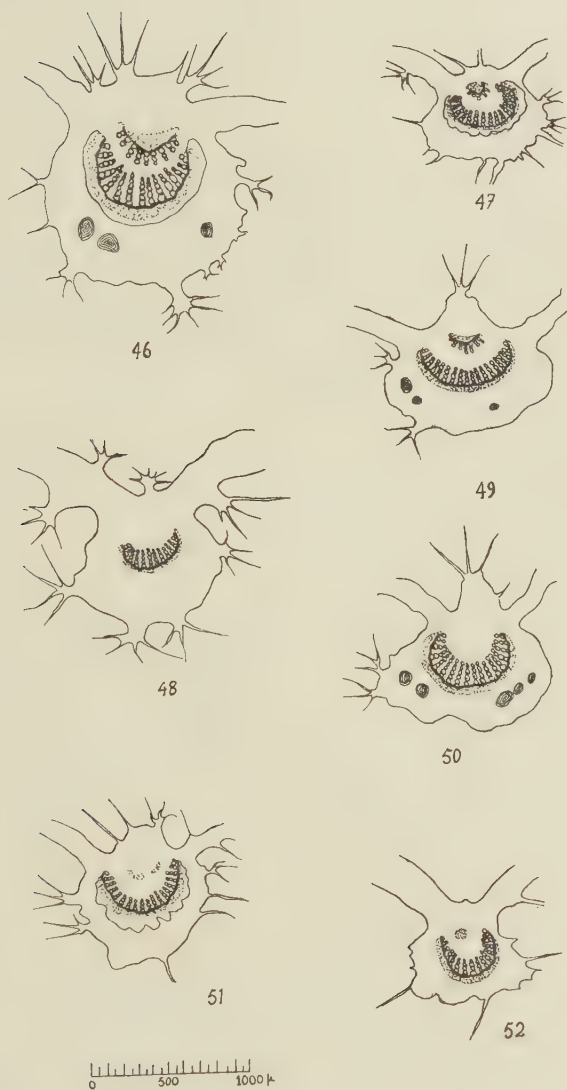


Fig. 46 à 52. — Dans l'ordre numérique : *Waltheria involucrata*, *Hermannia viscosa*; *H. nicans*, *Melochia stricta*, *M. betonicaefolia*, *Physodium corymbosum*, *Waltheria americana*.

Il convient de souligner que trois de ces dernières espèces *Hermannia pulchella*, *Waltheria americana* (fig. 52) et *Physodium corymbosum*, montrent à la place de l'arc supérieur un îlot de liber.

Buettneriées.

Nombre de genres : 12

— — étudiés : 7

Nombre d'espèces : 316

— — étudiées : 25

Une couronne vasculaire continue chez 3 espèces (12%) :

Theobroma Cacao (fig. 55).

Commersonia : *platyphylla* (fig. 54), *echinata*.

Deux arcs libéro-ligneux antéro-postérieurs chez 12 espèces (48%) :

Buettneria : *aspera*, *celtoides*, *charagnocarpa* (fig. 57), *cordifolia*,
divaricata, *Hasleri*, *echinata*, *longifolia*.

Rulingia : *pannosa* (fig. 58), *grandiflora*.

Theobroma bicolor (fig. 53).

Maxwellia lepidota.

Faisceaux libéro-ligneux médullaires chez 2 espèces (8%).

Theobroma bicolor.

Maxwellia lepidota.

Un arc libéro-ligneux postérieur seul chez 10 espèces (40%).

Buettneria : *carthagenensis*, *Gayana*, *pilosa* (fig. 56), *sidoefolia*.

Ayenia : *magna* (fig. 59), *submontana*, *tomentosa*.

Rulingia procumbens.

Guazuma : *ulmifolia*, *tomentosa*.

Chez quatre de ces dernières espèces :

Buettneria : *carthagenensis*, *Gayana*, *pilosa* (fig. 56).

Ayenia magna (fig. 59).

l'arc libéro-ligneux supérieur est réduit à un îlot libérien.

Enfin, indiquons que chez deux espèces : *Commersonia echinata* et *platyphylla* (fig. 54) on rencontre des faisceaux médullaires libériens sans trace de bois.

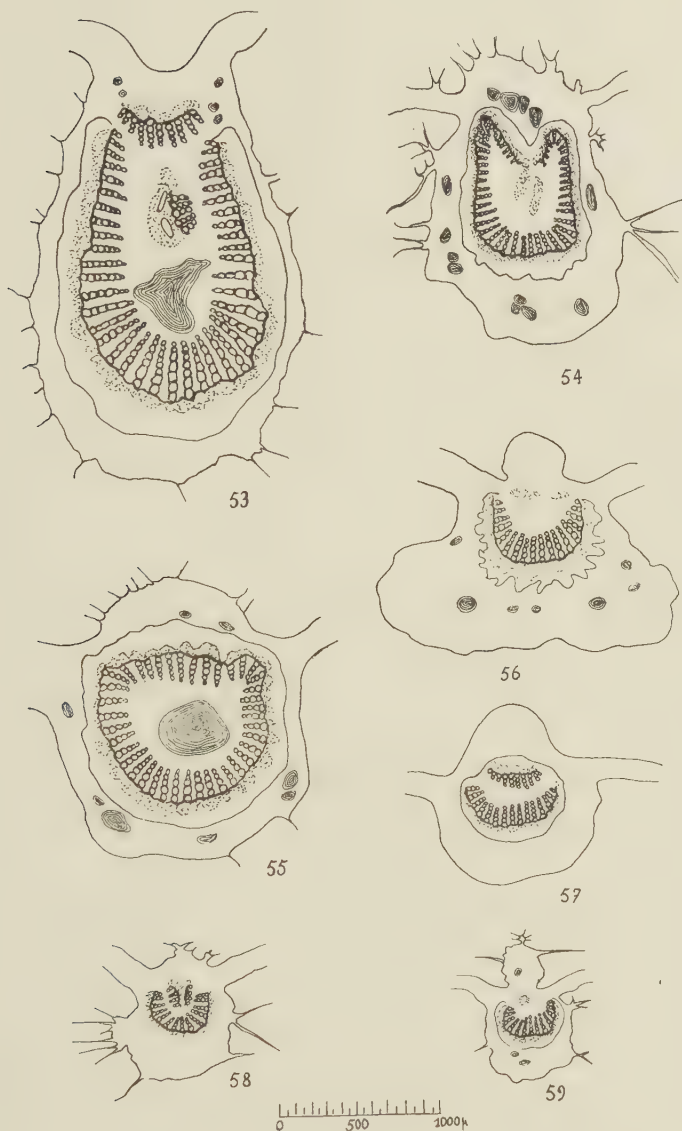


Fig. 53 à 59. — Dans l'ordre numérique : *Thebroma bicolor*, *Commersonia platyphylla*, *Theobroma Cacao*, *Buettneria pilosa*, *B. Charagnocarpa*, *Rulingia pannosa*, *Agenia magna*.

Lasiopétalées.

Nombre de genres : 8

— — — étudiés : 5

Nombre d'espèces : 91

— — — étudiées : 13

On ne peut noter une couronne libéro-ligneuse continue chez aucune espèce (0%).

Deux arcs libéro-ligneux antéro-postérieurs chez 6 espèces (46%).

Lasiopetalum : *ferrugineum*, *Baueri*, *Behrii*, *dasyphyllum* (fig. 60).
Seringia platyphylla (fig. 62), *tomentosa*.

On ne peut noter de faisceaux libéro-ligneux médullaires chez aucune espèce (0%).

Faisceaux libériens médullaires chez deux espèces :

Keraudrenia Hillii.

Seringia platyphylla.

Un arc libéro-ligneux postérieur seul chez 7 espèces (53%).

Lasiopetalum : *parviflorum*, *quercifolium* (fig. 61).

Thomasia : *purpurea*, *petalocalyx*, *solanacea* (fig. 63).

Guichenotia ledifolia.

Keraudrenia Hillii.

Enfin, chez trois espèces : *Keraudrenia Hillii*, *Lasiopetalum quercifolium* (fig. 61) et *Thomasia petalocalyx*, l'arc libéro-ligneux antérieur est réduit à un cordon libérien sans xylème.

Envisagée dans son ensemble, la structure des premiers mériphylls révèle chez les Sterculiacées, une homogénéité très grande. Les variantes peuvent toutes être ramenées à un type de structure fondamentale, qui est celle d'une couronne libéro-ligneuse entourant une moelle elle-même pourvue de faisceaux.

Quel que soit le polymorphisme de certaines espèces, la structure du premier mériphyll garde pour chacune d'elles, une remarquable stabilité en même temps qu'une organisation générale particulière. C'est ainsi que la structure foliaire nous a permis d'entrevoir, puis de vérifier effectivement des synonymies dans beaucoup d'espèces. Citons comme exemples : *Rulingia pannosa* R. Br. et

Buettneria dasyphylla Gay ; *Buettneria sidoeifolia* St. Hill. et *Buettneria catalpaefolia* Jacq. ; *Dombeya acutangula* Cav. et *Dombeya palmata* Cav.

La structure de la base du limbe est indépendante de la forme et des dimensions de la feuille. C'est ainsi que la structure anatomique des feuilles de dimensions relativement grandes provenant d'une espèce herbacée, est généralement moins compliquée que celle d'une fleur de petite taille d'un arbre ou d'un arbuste.

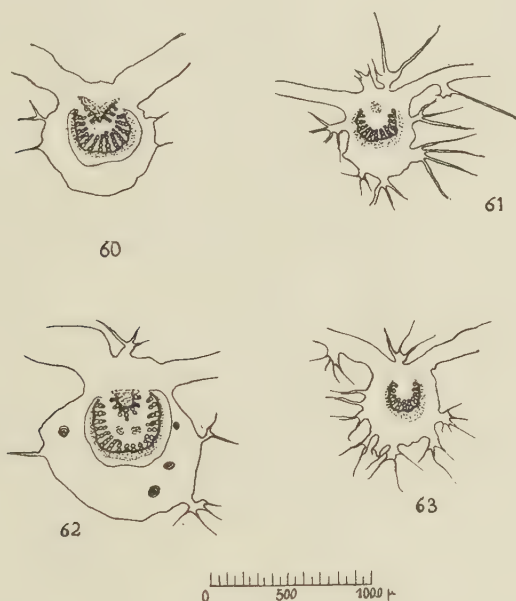


Fig. 60 à 63. — Dans l'ordre numérique : *Lasiopetalum dasyphyllum*, *L. quercifolium*, *Seringia platyphylla*, *Thomasia solanacea*.

On peut constater dans certaines feuilles, des faisceaux médullaires réduits uniquement à leur liber (Buettnériées, Dombéyées). Le xylème a complètement disparu par résorption.

De même, à la place de l'arc libéro-ligneux antérieur on peut rencontrer de simples cordons libériens à l'exclusion du bois (Buettnériées, Lasiopétalées, Hermanniées).

Les variations de la structure du limbe, de la base au sommet, signalées par DEHAY, vérifiées soigneusement dans de nombreux

cas par nous, montrent un ordre de successions généralement constant. C'est d'abord la disparition, par régression, rarement par dérivation, des faisceaux médullaires, puis de la partie supérieure de la couronne libéro-ligneuse (ou de l'arc antérieur si cette couronne s'est déjà scindée en deux) enfin de l'arc postérieur lui-même.

Si l'on considère de plus près les phénomènes, on s'aperçoit que dans le faisceau bicollatéral inverse de la moelle, c'est le bois de la face inférieure qui disparaît d'abord puis le bois de la face supérieure, enfin, le liber. Dans l'arc libéro-ligneux de la face supérieure le bois s'épuise également plus vite que le liber qui peut subsister un certain temps à l'état de paquets plus ou moins réduits.

Or, tous ces stades de régression s'observent dans le premier mériphyllé des feuilles des diverses espèces de Sterculiacées. Il est curieux de constater que la régression est toujours très peu accentuée dans les feuilles provenant des arbres, davantage dans celles issues d'arbustes (beaucoup de Lasiopétalées et d'espèces du genre *Buettneria*), maximale dans les feuilles de plantes herbacées (*Hermannia* et plus particulièrement les espèces du genre *Hermannia*).

Toutes choses égales d'ailleurs, ces faits font penser aux phénomènes d'accélération basifuge des racines de Dicotylédones (TRONCHET 1930, GAZET du CHATELIER 1935). Les mériphyllés des feuilles d'espèces herbacées, en comparaison avec celles des espèces arborescentes, sont très accélérées. Parmi les moins accélérées figureraient, à ce point de vue, les genres *Sterculia*, *Eriolaena*, *Pterospermum*, *Theobroma*, etc.

M. MORVILLEZ écrit : « Nous pensons qu'il serait facile de trouver dans les familles différenciées où la chaîne [appareil libéro-ligneux foliaire] est constituée par un arc simple, des vestiges analogues [homologues] d'une organisation plus complexe. C'est ainsi que, alors que la chaîne foliaire des Labiées est généralement constituée par un arc ouvert fort simple, on rencontre chez certains types de cette famille (*Ocimum*) des massifs libériens de tous points comparables à ceux de *Hydrangea*.

Les exemples de parallélisme entre l'évolution de l'appareil floral et celle de l'appareil libéro-ligneux pourraient être multipliés ».

L'auteur avait en vue des rapprochements entre des familles

différentes, nous pensons que les Sterculiacées contiennent en elles-mêmes, tous les éléments nécessaires pour confirmer l'hypothèse de ce botaniste.

C. Remarques sur la phylogénie des Sterculiacées telle qu'elle ressort des recherches précédentes.

L'ensemble de nos recherches anatomiques jointes aux résultats précédemment exposés paraît susceptible de projeter un peu de lumière sur la phylogénie des Sterculiacées.

En effet, si l'on admet, comme il paraît rationnel de le faire :

1° Que la pseudo-obdiplostémonie est un caractère secondairement acquis et provient par conséquent de la modification d'une structure diplostémonie normale (son accentuation plus ou moins accusée attestant une différenciation plus ou moins récente).

2° Que les tribus à mériphylls compliqués sont plus anciennes que celles à mériphylls simples.

Il paraît possible, si l'on fait alors intervenir les caractères morphologiques floraux, de faire dériver les Sterculiacées actuelles d'une souche commune ayant une structure florale fondamentale formée d'un double périanthe à corolle différenciée (1) et d'un androcée diplostémone.

Le diagramme de ce type serait le suivant (fig. 63 a) :

$$5 S + 5 P + (5 \times 2) E + 5 \text{ (ou } 5 \times 2) C$$

(1) Il semble difficile d'admettre pour ce type fondamental une fleur apétale pour trois raisons principales :

1° La présence dans les types connus à l'heure actuelle d'un androcée double (à quelques exceptions près) dont le cycle externe est épispale.

2° L'existence d'insertions vasculaires indépendantes pour les différentes pièces florales.

3° L'existence de fleurs à corolle vraie dans certaines tribus (Buettneriées Lasiopétalées).

D'après ces considérations l'esprit se représente mieux un avortement des pétales chez les fleurs pseudo-obdiplostémones qu'une apparition de pétales chez des fleurs d'abord apétales.

Bien entendu cette interprétation n'est envisagée que du point de vue restreint des Sterculiacées. Nous n'avons nullement l'intention de faire entrer en ligne de compte la phylogénèse des phanérogames ni même l'ascendance des Sterculiacées.



63 a

Fig. 63 a. — Ce diagramme est celui d'une fleur diplostémone normale, à pétales vrais, c'est-à-dire montrant une vascularisation autonome.

Le genre dont la structure florale se rapproche le plus de ce diagramme est le genre *Eriolaena* que l'on pourrait considérer pour cette raison, et pour d'autres encore, comme le type actuel le plus voisin du type originel supposé. Celui-ci représenté dans le diagramme ci-dessus aurait donné naissance à deux lignées. L'une tendrait à la conservation des étamines épisépales avec disparition des pétales et régression plus ou moins accusée du cycle interne d'étamines. Les étapes de cette lignée seraient d'abord les *Eriolaenées* puis les *Dombéyées*, *Hélictérées*, *Hermannées*. La corolle y est remplacée par une pseudo-corolle staminale.

L'autre lignée serait à corolle vraie et tendrait à la conservation des étamines épipétales et à la régression plus ou moins accusée des étamines du cycle externe (1) et des pétales. Cette tendance serait représentée chez les *Sterculiées*, *Buettnériées*, *Lasiopétalées*. Les étapes probables de cette filiation seraient les suivantes : *Buettnériées*, *Lasiopétalées*, *Sterculiées*.

La paléontologie, malheureusement, ne donne pas de renseignements sur les filiations possibles. Tout ce que nous savons avec certitude, en éliminant tous les cas douteux, c'est l'existence du genre *Sterculia* au Crétacé supérieur d'Amérique du Nord et celle d'une fleur de *Buettnériées* à l'Eocène inférieur. La lignée comprenant les *Sterculiées* et les *Buettnériées* est donc très ancienne.

On ne sait rien de précis sur l'autre (ZITTEL, 1891).

(1) Le genre *Octolobus* suivant SCHUMANN, in ENGLER et PRANTL, possède des staminodes, mais l'auteur n'ajoute aucune précision. N'ayant pu étudier ce genre nous ne savons pas à quel cycle ces staminodes appartiennent.

D. La répartition géographique des Sterculiacées dans ses rapports avec la systématique.

Il est intéressant d'étudier la répartition géographique des Sterculiacées, afin de comparer ses enseignements avec ceux de nos précédentes recherches. On sait, en effet, que la géographie d'un groupe végétal permet souvent de tirer des conclusions sur son histoire (DE CANDOLLE 1885, et nombreux autres phytogéographes récents).

Voyons d'abord l'aire de l'ensemble des Sterculiacées actuelles (1).

REMARQUES : Terminologie employée.

Amérique tropicale : Régions comprises entre 15° N et 15° S.

Mexique : Entre 15° et 30° N, y compris par conséquent les Antilles, la Floride et le sud du Texas.

Afrique tropicale : Régions situées au-dessus de 10° S mais entre le 10° et 35° N il ne faut envisager que la région Est : Abyssinie, Erythrée, Ile Socotora. Il n'y a pas de Sterculiacées dans la partie W.

Inde : Inde proprement dite et versant Sud de l'Himalaya.

Chine : Partie orientale allant du Cap Cambodge au 25° N (y compris donc l'île de Formose).

Archipel Malais : Iles de la Sonde, Bornéo, Moluques, Nouvelle Guinée, Philippines, Iles Mariannes.

La paléobotanique, l'aire actuelle encore immense des Sterculiacées, la disjonction de nombreuses espèces, indiquent une famille très ancienne.

L'étude de l'aire des tribus (Tableau I) montre un certain nombre de faits intéressants en eux-mêmes et par leur concordance avec les résultats que nous avons obtenus par les autres méthodes d'investigation, en particulier par l'anatomie et la morphologie florale comparées.

1° Sterculiées, Hermanniiées, et Buettneriées ont, en gros, la même aire qui embrasse toutes les régions intertropicales du globe.

2° A l'intérieur de cette immense aire, les Dombeyées sont toutes localisées autour de l'Océan Indien, les Hélicitérées autour du

(1) Nous nous sommes servi comme base de nos recherches, des listes figurant dans l'*Index Kewensis*. Nous y avons relevé 1.845 espèces.

TABLEAU I

	Mexique	Amérique tropicale	Afrique tropicale et australe	Madagascar et dépendances	Arabie	Inde	Chine	Malaisie	Australie	Polynésie	Nombre d'espèces
Eriolaenées											
<i>Eriolaena</i>											
Sterculiacées											
<i>Sterculia</i>	+	+	+++	+	+	+	+	+++	+	+	13
<i>Cola</i>											296
<i>Heritiera</i>				++		+	++		+		120
<i>Tarrietia</i>						+	++				14
<i>Ocoteleobus</i>			+								16
<i>Bernoullia</i>		+						+			4
<i>Tetradia</i>											2
<i>Helicteres</i>	+	-				+++	+++	+			1
<i>Pterospermum</i> ...											71
<i>Reevesia</i>											49
<i>Myrodia</i>	+	+					+				11
<i>Kleinhovia</i>											8
<i>C. nigeria</i>											1
<i>Donbeya</i>										+	1
<i>Melhania</i>			+				+		+		221
<i>Trochetia</i>				+							56
<i>Rutizia</i>				+							8
<i>Astiria</i>				+							5
<i>Pentapetes</i>						+					1
<i>Cheirolaena</i>				+							1

[illegible]

TABLEAU II

	Afrique Madagascar		Arabie		Inde		Malaisie		Inde-Chine		Australie		Polynésie		Amérique- Mexique		Nombre d'espèces
	%		%		%		%		%		%		%		%		
	E (1)	G (1)	E	G	E	G	E	G	E	G	E	G	E	G	E	G	
Eriolaenées					53,4	100			100	100							14
Sterculiées	38,6	71,5	0,2	14,2	7,9	42,8	28,9	71,4	44,3	85,7	6,6	28,6	2,4	14,2	7,1	28,6	465
Hélicitérés					19,8	50,0	19,1	33,3	61,7	16,6	3,5	16,6	0,7	16,6	34,0	33,0	142
Dombéyées	95,2	85,7	1,0	28,5	2,0	28,5			2,7	28,5	0,6	14,2					296
Hermannées	65,7	66,6	0,2	16,6	2,2	33,3	1,8	33,3	4,4	33,3	0,4	33,3	1,2	50,0	26,6	66,0	517
Buettneriées	15,0	33,3	0,4	8,3	3,8	25,0	6,9	41,0	13,4	50,0	10,5	8,3	1,2	16,6	56,0	50,0	316
Lasiopétalées											98,9	87,5	1,1	12,6			91
Total des espèces et des genres.	47,7	41,6	0,3	10,4	5,5	29,1	1,0	29,1	11,2	61,6	8,8	29,1	1,3	16,6	2,1	29,2	

(1) E. = Espèces. G. = Genres.

Pacifique ; les Lasiopétalées sont toutes en Australie. Les Eriolaenées sont Sino-indiennes.

3^o Etant donné les liens systématiques étroits entre Buettneriées et Lasiopétalées — rappelons que VAN TIEGHEM a réuni ces deux tribus et nous admettons cette manière de voir — on peut considérer les Lasiopétalées comme un groupe différencié aux dépens des Buettneriées, depuis l'isolement de l'Australie. Elles seraient un des nombreux groupes endémiques par isolement géographique du continent australien.

4^o Les Dombéyées formant, comme les Lasiopétalées, un groupe géographique compact peuvent également être considérées comme dérivées, peut-être, des Hélictérées ou des Eriolaenées. La morphologie comparée montrant que les Dombéyées ne sont certainement pas un type originel, est en accord avec cette manière de voir.

5^o En ce qui concerne les Eriolaenées qui se rapprochent le plus du type que nous considérons comme la souche de toutes les Sterculiées, leur aire géographique est peut-être celle d'un groupe relique en voie de disparition.

6^o La haute ancienneté des Sterculiacées ne permet pas de déterminer le centre de dispersion, le berceau de cette famille (1).

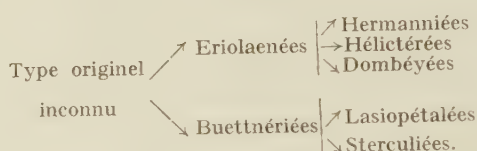
On est néanmoins frappé par le grand nombre de Sterculiacées : Eriolaenées, Dombéyées, Hélictérées pour ne citer que les groupes non cosmopolites, spécialement concentrées autour du bassin de l'Océan Indien (au sens large) qui est le véritable centre de gravité actuel de la famille (Tableau II). Faut-il considérer les Sterculiacées, si anciennes, comme des survivants de l'ancien continent de Gondwana et ayant essaimé de là ? Certaines répartitions comme celles du genre *Cola* qui n'existe qu'en Afrique et Malaisie sans station intermédiaire, du genre *Leptonychia* qui existe en Afrique, Inde et Malaisie, du genre *Rulingia* qui ne se trouve qu'à Madagascar et en Malaisie, semblent l'indiquer. Seuls des témoins paléobotaniques pourraient confirmer cette hypothèse.

(1) On a attribué à des Sterculiacées, des fossiles récoltés au Groënland. Même en admettant que beaucoup de ces restes n'appartiennent pas à la famille, il en demeure cependant assez pour en affirmer la grande aire.

Les Sterculiacées feraient ainsi penser à certains faits phytogéographiques révélés par l'étude du genre *Borassus* (BECCARINI) et par celle des Palmiers de la Région Malgache (PERRIER DE LA BATHIE).

La morphologie florale et l'anatomie comparées considérées seules, nous invitaient à conclure à une filiation Eriolaenées-Hélictérées-Dombéyées-Hermanniiées d'une part et à celle de Buettnériées-Lasiopétalées-Sterculiées d'autre part. Elles sont insuffisantes pour résoudre complètement les problèmes phylogénétiques.

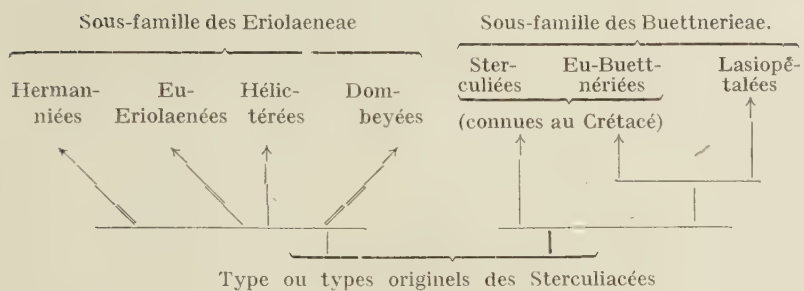
En effet, en combinant les faits phytogéographiques avec les données de la morphologie et de l'anatomie comparées on arrive à corriger la phylogénèse précédemment établie d'après les seules données morphologiques et anatomiques, de la manière suivante :



Nous voyons à l'origine des Sterculiacées le type ancestral qui a engendré très tôt des formes à pseudopétales et à corolle vraie. Les premières, sauf les Hermanniiées, sont géographiquement sur leur déclin. Les formes à corolle ont les unes très rapidement perdu les pétales (Sterculiées connues au crétacé supérieur) tandis que les autres les ont conservées. Les Lasiopétalées, toutes australiennes, sont le groupe le plus jeune et représentent un bel exemple de différenciation systématique par isolement géographique.

Ajoutons, pour compléter notre pensée, que nous croyons à l'existence de termes intermédiaires entre Eriolaenées, Buettnériées et le type originel et non à une filiation directe entre le type ancestral et sa descendance.

Le schéma suivant représente l'état actuel de nos connaissances en ce qui concerne les rapports naturels entre les divers groupes des Sterculiacées, tels qu'ils résultent de l'ensemble de nos recherches :



IV. — CONCLUSIONS

De l'ensemble de nos recherches ayant porté sur 170 espèces et 35 genres, nous pouvons dégager les faits suivants :

1^o La famille des Sterculiacées est une famille très hétérogène composée de huit tribus (la huitième celle des Frémontiées avec ses deux genres *Cheirostemon* et *Fremontia* et ses trois espèces n'a pu être étudiée par nous faute d'un matériel convenablement conservé) déjà admises par nos prédécesseurs, mais qui n'avaient jamais pu être précisées à cause des grandes difficultés d'interprétation de certaines structures déconcertantes posant des problèmes insolubles par la seule méthode de la morphologie comparée externe. En choisissant comme point de départ de nos recherches le *Sterculia platanifolia* nous avons pu résoudre peu à peu toutes les structures qu'offrent les Sterculiacées, grâce aux nombreux problèmes que son organisation posait, tels l'apétalie, la soi-disant obdiplostémonie, etc. Cette espèce, choisie arbitrairement, s'est révélée ainsi être un excellent point de départ pour l'étude des Sterculiacées par le plus grand nombre de caractères moyens de la famille qu'elle se trouve posséder.

2^o L'un des caractères considérés comme des plus constants était l'obdiplostémonie. Nos recherches ont montré que celle-ci n'existe dans aucun genre ; la position épipétale du gynécée des Buettneriées et des Lasiopétalées ne constituant pas, à elle seule, un élément d'appréciation suffisant. Là où elle se montre (Dombéyées, Hélictérées, Hermannées) la structure obdiplostémone n'est qu'apparente, provoquée par une torsion vasculaire du faisceau staminal épisépale qui entraîne la modification du plan floral. Nous avons donné à ce type de structure nouveau le nom de pseudo-obdiplostémonie.

3^o Nous avons reconnu que les tribus pouvaient être groupées en deux sous-familles ; l'une que nous appellerons la sous-famille des *Eriolaeneae*, l'autre la sous-famille des *Buettnerieae*.

La première comprend les Eu-Eriolaenées, Hélictérées, Dombéyées et Hermanniiées. Elle est caractérisée : *a*) par une apétalie typique, les « pétales » de ces fleurs n'étant pas une vraie corolle, mais un rameau du faisceau des étamines épispéales ; *b*) par un androcée dont les étamines externes sont fertiles, les internes, quand elles existent, sont stériles.

L'expérience a montré que les caractères anatomiques doivent être utilisés avec circonspection dans l'interprétation des structures florales. Or, il se trouve que les Sterculiacées sont un des cas où les résultats anatomiques sont particulièrement suggestifs. En effet, chez les Eriolaenées, Dombéyées, Hélictérées et Hermanniiées, chaque verticille floral, sauf le soi-disant pétale, est vascularisé par des faisceaux très distincts, insérés sur l'axe floral à des niveaux différents. Or, les « pétales » sont branchés sur les faisceaux staminaux. Comme il n'y a aucune raison ici qu'ils n'aient pas, comme les autres organes, leur vascularisation autonome, il faut conclure qu'ils font partie des étamines et en sont un rameau pétaloïde. D'ailleurs dans certaines espèces (*Pterospermum acerifolium*) ces soi-disant pétales sont nettement insérés à l'aisselle des sépales, comme les paquets staminaux épispéales eux-mêmes.

La deuxième sous-famille, les *Buettnerieae*, comprend les Sterculiées, les Eu-Buettneriées et les Lasiopétalées. La corolle ici, quand elle existe, est une corolle vraie avec un système vasculaire autonome. Elle peut manquer (Sterculiées), mais les faisceaux qui lui correspondent subsistent, comme subsistent, les faisceaux épispéales de l'androcée des Primulacées.

L'androcée est théoriquement diplostémone, mais l'un des cycles peut manquer. Lorsque les deux cycles d'étamines sont développés, le cycle épispéale est toujours à l'état de staminodes.

4° L'anatomie foliaire, par la structure réalisée à la base du limbe, représente un caractère très constant, malgré certains polymorphismes foliaires, capable de montrer une subordination des tribus par la présence d'organisations de moins en moins complexes. Il est curieux de constater un parallélisme entre les structures foliaires compliquées et les types floraux qui paraissent les plus archaïques. Inversement, aux structures foliaires simples correspondent des organisations florales stables et souvent simplifiées. Il semble

donc que les recherches anatomiques, jointes aux études florales, soient susceptibles de jeter quelque lumière sur la phylogénie des Sterculiacées. Les espèces actuelles semblent alors dériver d'une souche commune caractérisée par une fleur diplostémone et pétalée dont la formule florale serait la suivante :

$$5 S + 5 P + (2 \times 5) E + 5 C$$

ou encore par une fleur apétale et polystémone, de formule

$$5 S + \infty E + 5 C$$

Le genre dont la structure florale se rapproche le plus de la première formule est le genre *Eriolaena*. Nous le considérons, pour cette raison et pour d'autres, comme le type actuel le plus voisin du type originel. Ce dernier aurait donné naissance à deux lignées. Les étapes d'une de ces lignées seraient d'abord les Eriolaenées, puis les Hélictérées, Dombéyées, Hermanniiées. Les étapes de la seconde lignée seraient les Buettneriiées, puis les Sterculiées et les Lasio-pétalées.

5° La géographie botanique montre bien l'insuffisance des caractères anatomiques foliaires pour expliquer les phylogénèses supposées. Elle permet d'apprécier avec plus de justesse le rapport de parenté entre les divers groupes de Sterculiacées. C'est ainsi que la distribution géographique des Sterculiacées unie aux résultats atteints par les autres méthodes d'investigation met nettement en évidence la différenciation des Lasio-pétalées par isolement géographique, ainsi que l'indépendance probable des Hermanniiées vis-à-vis des Hélictérées et des Dombéyées.

Les liens de parenté entre les diverses tribus de Sterculiacées tels qu'ils ressortent de nos recherches ont été résumés dans les schémas des pages 96 et 97.

V. BIBLIOGRAPHIE

- BAILLON (H.). — Histoire des plantes. T. 4, p. 57-88, 1876.
- BARY (De). — Vergleichende Anatomie der Vegetationsorgane. p. 150, 1877.
- BECCARINI (O.). — Studio sui « Borassus » (in U. Martelli, *Webia*, p. 293-385, 1913).
- BENTHAM et HOOKER. — Genera Plantarum. I, p. 214-228, 1862-83.
- BRANDZA (M.). — Développement des téguments de la graine. *Th. Fac. Sc. Paris*, 1891.
- BROWN (R.). — Misc. Works. I, p. 11, 1814.
- BURT DAVY (J.). — On the Primary Groups of Dicotylédons. *Ann. of Bot., new ser.*, Vol. I, n° 3, 1937.
- CANDOLLE (A. De). — Prodomus. I, p. 381-502, 1824.
— Géographie botanique raisonnée. Paris, 1885.
- CELAKOVSKY. — Über den « eingeschalteten » epipetalen Staubgefässkreis. *Flora*, p. 481, 1875.
- CHATTON (Ed.). — *C. R. Soc. Biol.*, 98, p. 129, 1923.
- COMBES (R.). — La vie de la cellule végétale. A. Colin Ed., Paris. 1927-1929.
- COMBEMALE. — De la Kola. *Th. pharm.*, Paris, 1886.
- COSTER (Ch.). — *Ann. Jard. bot. Buitenzorg*, 35, 1925.
- DEHAY (Ch.). — Recherches sur l'appareil conducteur foliaire des Urticacées, des Moracées et des Ulmacées. *Th. Fac. Sc. Lille*, 1934.
— L'appareil libéro-ligneux foliaire des Euphorbiacées. *Ann. Sc. Nat. Bot.*, XVII, Paris, 1935.
— Les affinités entre les Euphorbiales, les Morales et les Malvales, d'après l'appareil libéro-ligneux foliaire. *Bull. Soc. Bot. Fr.*, p. 23-31. 1938.
- DOUSSOT. — Contribution à l'étude de l'appareil gommifère des Sterculiacées. *Th. pharm.*, Paris, 1902.
- DUCHARTRE (M.P.). — Observations sur l'organogénie de la fleur dans les plantes de la famille des Malvacées. *Ann. Sc. Nat. Bot.*, 3^e série, 4, 1885.
- DUMONT (A.). — Recherches sur l'anatomie comparée des Malvacées, Bombacées, Tiliacées, Sterculiacées. *Ann. Sc. nat.*, p. 129, 1887.

- EICHLER (A.W.). — Blütendiagramme, p. 271-276 et p. XVIII. Leipzig, 1878.
- ENDLICHER (St.). — *Genera*. p. 978, 1883.
- EMBERGER (L.). — Recherches sur la structure florale des Polygonacées. *Rev. gén. Bot.*, 1939.
- GAUSSEN (H.). — Géographie des plantes. A. Colin, Paris, 1933.
- GAZET DU CHATELIER (G.). — De l'appareil gommifère du *Sterculia platanifolia* L. *Bull. Soc. Bot. Fr.*, p. 62-65, 1934.
- Sur l'origine des fleurs mâles du *Sterculia platanifolia*. *Ibid.* p. 331-333, 1934.
- L'accélération basifuge chez trois espèces de Sterculiacées. 69^e *Congrès Soc. Sav.*, p. 153-158, 1935.
- Les particularités cytologiques de la fleur du *Sterculia platanifolia*. *Arch. intern. cytolog. (Cytologia)*, p. 176-183, 1936.
- Sur la structure de l'androcée des Sterculiacées. *C.R.Ac. Sc.* p. 1140-1141, 1938.
- GÉRARD. — *Traité pratique de micrographie*. p. 157. 1887.
- GRÉGOIRE (V.). — La morphogenèse et l'autonomie morphologique de l'appareil floral. *La Cellule*, 1938.
- HAGUE. — A morphological study of *Diospyros virginiana*. *Bot. Gaz.*, 51, 1911.
- HAGUERUP (O.). — Zur Abstammung einiger Angiospermen, I, II. *Deit. k. Danske Vid.* 11, 13, 1934-36.
- HECKEL et SCHLAGDENHAUFFEN. — *Journal de pharmacie*. 1883.
- HEGI (G.). — *Flora von Mittel-Europa*. Munich. 1906.
- HUTCHINSON (J.). — *Families of Flowering plants-Dicotyledons*. Londres, 1926.
- IWANOW (S.). — *Jahrb. f. wiss. Bot.*, 50, 1912 (cit. Combes).
- JUSSIEU (A. L. de). — *Genera plantarum*. 14, p. 271, 1789.
- KUYPER (J.). — Die Entwicklung des weiblichen Geschlechtsapparates bei *Theobroma Cacao*. *Rec. Trav. Bot. Néerl.*, Bd. II, 1914.
- LANGERON (M.). — *Précis de microscopie*, Paris. 1937.
- LECLERC DU SABLON (M.). — *Rev. Gén. Bot.*, 1895-97.
- LINDLEY (J.). — *The vegetable Kingdom*, p. 359, Londres, 1847.
- MAC PHEE (H.C.). — The influence of environment on sex in *Hemp. Cannabis sativa*. *Jour. Agric. Research.*, p. 1067-1081, 1924.
- MOLLER. — *Anatomie der Baumrinden*, p. 243-245, 1852.
- MOLLIARD. — *Volume Jubilaire*, 1936.
- MORVILLEZ (F.). — Les différentes étapes de l'organisation de l'appareil libéro-ligneux des feuilles de Dicotylédones. *C.R. Ass. franc. Av. Sc.*, p. 491-495, 1923.

- MURBECK (SV.). — Ueber staminale Pseudapetalie u. d. Bedeut. f. d. Frage n. d. Herk. d. Blütenkrone. *Lunds Univerritets Arsskrift*. N. P. Avd. 2, Bd. 14, Nr. 25, 1918.
- NYI TSU-KIANG. — Observation on the sex differentiation and flower anatomy of *Firmiana simplex* Wight : (*Firmiana platanifolia* Schott, *Sterculia platanifolia* L.). *Contr. Lab. Sc. Soc. of China*, p. 1-23, Vol. V, 1929.
- Carpel dehiscence in *Firmiana simplex*. *Bot. Gaz.*, 93, p. 205-213, 1932.
- PERRIER DE LA BATHIE (H.). — Biogéographie des Palmiers de la région Malgache. *Bull. Soc. Bot. Fr.*, p. 384-393, 1938.
- PFEFFER. — Jahr. f. wiss. Bot., 8, 1872 (cit. Combes, voir ce nom).
- SCHUMANN (K.). — Sterculiaceae in Engler et Prantl. *Die naturlischen Pflanzenfamilien*. III. Teil. VI, p. 69-99, Leipzig 1900.
- SUESSENGUTH (K.). — Neue Ziele der Botanik. Lehmanns, Berlin, 1938.
- TRÉCUL (A.). — Des mucilages chez les Malvacées, le Tilleul, les Sterculiacées, les Cactées et les Orchidées indigènes. *Adansonia*, p. 248, 1866-67.
- TRONCHET (A.). — Recherches sur les types d'organisation les plus répandus de la plantule des dicotylédones. Leurs principales modifications. *Arch. Bot.*, T. 4, Mém. I, 1930.
- TUTTLE. — *Ann. of Bot.*, 33, 1919 (cit. Combes, voir ce nom).
- VALLÉE (C.). — *C.R.Ac. Sc.*, T. 136, 1903.
- VAN TIEGHEM (Th.). — Recherches sur la structure du pistil. *Ann. Sc. Nat. Bot.*, 1868.
- Sur les canaux à gommés des Sterculiacées. *Bull. Soc. Bot. Fr.* p. 17, 1885.
- Sur les canaux sécréteurs des plantes. *Ann. Sc. Nat. Bot.* T. I, p. 17, 1885.
- *Traité de Botanique*. Paris. 1891.
- VELENOWSKY. — *Vergleichende Morphologie der Pflanzen*, p. 876, Prag. 1910.
- VENTENAT. — *Malmais*. II, p. 91, 1790.
- WALLICZEK. — Studien über den Membranschleim vegetativer Organe. *Pringsheims Jahrb.* T. 25. p. 254, 1893.
- WARMING (E.). — *Handbuch der Systematischen Botanik*. p. 318-320. Berlin, 1890.
- ZITTEL (A.). — *Traité de paléontologie*. T. 5, p. 506-515, Paris, 1891.
-

TABLE DES MATIÈRES

I. — INTRODUCTION.....	5
A. Relevé des Sterculiacées connues en 1888 et en 1905.....	8
B. Sterculiacées ayant servi à nos études florales.....	9
C. Espèces étudiées pour la structure foliaire.....	10
II. — PREMIÈRE PARTIE :	
A. Position systématique des Sterculiacées.....	15
B. Historique de l'anatomie des Sterculiacées.....	17
C. Historique de l'anatomie florale.....	21
D. Méthodes techniques.....	22
III. — DEUXIÈME PARTIE : Recherches personnelles.	
A. Description morphologique du <i>Sterculia platanifolia</i>	25
1° La plante.....	25
2° Recherches anatomiques.....	33
3° Enclaves amylacées et lipidiques.....	48
B. Morphologie comparée des Sterculiacées.....	51
a) Morphologie comparée de la fleur.....	51
1° Description empirique des divers types floraux des Sterculiacées.....	51
2° Explication théorique des structures florales des Sterculiacées.....	59
3° Observations critiques sur la structure florale des Sterculiacées.....	70
4° L'obdiplostémonie chez les Sterculiacées.....	73
b) Anatomie comparée.....	75
C. Remarques sur la phylogénie des Sterculiacées, telle qu'elle ressort des recherches précédentes.....	89
D. La répartition géographique des Sterculiacées dans ses rapports avec la systématique.....	91
IV. — CONCLUSIONS.....	99
V. — BIBLIOGRAPHIE.....	103

DEUXIÈME THÈSE

Des particularités cytologiques des Sterculiacées.

Vu et approuvé :
Montpellier, le 9 mai 1939.
Le Doyen de la Faculté des Sciences.
P. MATHIAS

Vu et permis d'imprimer
Montpellier, le 2 juin 1939.
Le Recteur de l'Académie de Montpellier,
PARISELLE.

IMPRIMERIE
ANDRÉ LESOT
3, rue des Pliants, 3
NEMOURS (S.-&-M.)
— et —
10, rue de l'Éperon, 10
— PARIS (VI^e) —
